



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y
OCEANOGRÁFICAS

Variación espacial de la diversidad de copépodos en las costas de Chile

Pedro Pablo Sebastián Aros Mardones

Seminario de Título presentado al
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

Para optar al Título de
BIOLOGO MARINO

Concepción – Chile
2023

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA

Este Seminario de Título ha sido realizado en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Director de Tesis

Dr. Reinaldo Rivera

Profesor(a) patrocinante

Dra. Pamela Hidalgo

Ha sido aprobada por la
Siguiete Comisión

Dra. Sonia Yáñez

Msc. Braulio Fernández

Jefe de Carrera

Dr. Ariel Valenzuela

A mis amigos

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a quienes colaboraron e hicieron posible el desarrollo y término de este seminario de título.

En primer lugar, a mi director de tesis, Dr. Reinaldo Rivera, por apoyarme y guiarme en este proceso de formación académica, por sus consejos y su ayuda durante el desarrollo del seminario. A mi profesora co-guía, Dra. Pamela Hidalgo, por siempre tener la disposición a compartir sus consejos, por su gran calidad humana y apoyo personal. Agradezco a los miembros de mi Comisión a la Dra. Sonia Yañez y a Msc Braulio Fernández por sus comentarios y su apoyo durante el desarrollo de esta tesis y por formar parte de la comisión de este trabajo.

Agradezco al Grupo de Estudio en Ecología y Biodiversidad del Plancton, a todos aquellos que forman parte actualmente, como también aquellos han sido parte de este grupo de trabajo, colaborado a lo largo de estos años, gracias por su apoyo y compañerismo.

Agradezco a las distintas fuentes de financiamiento que me apoyaron durante el desarrollo de este seminario: Beca para pregrados del Instituto Milenio de Oceanografía (IMO) (ICN12_019) y Fondecyt N°1191343 a cargo de Dra Pamela Hidalgo.

Finalmente, agradezco profundamente a mi familia y amigos, por ser mi apoyo ante cualquier paso que doy, por estar en los buenos días y apoyarme en los malos. A mi amigo Bastian muchas gracias.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

| | |
|--|----|
| ÍNDICE DE FIGURAS..... | 7 |
| ÍNDICE DE TABLAS | 8 |
| ÍNDICE DE APÉNDICES | 9 |
| RESUMEN..... | 10 |
| ABSTRACT | 12 |
| 1) INTRODUCCIÓN | 13 |
| 1.1) Sistema de Corriente de Humboldt (SCH) en las costas de Chile . | 13 |
| 1.2) Zooplancton marino y los copépodos como modelo de estudio .. | 13 |
| 1.3) Base de datos de biodiversidad OBIS en el SCH y vacíos de conocimiento en la región. | 14 |
| 1.4) Patrones de diversidad | 15 |
| 1.5) Modelos de nicho ecológico (MNEs)..... | 16 |
| 1.6) Uso de modelos en el estudio de distribución de copépodos | 16 |
| 2) HIPÓTESIS Y OBJETIVOS | 18 |
| 2.1) Pregunta científica..... | 18 |
| 2.2) Hipótesis..... | 18 |
| 2.3) Objetivo General | 18 |
| 2.4) Objetivos específicos | 18 |
| 3) METODOLOGÍA | 19 |
| 3.1) Área de estudio..... | 19 |
| 3.2) Datos de ocurrencias para Copepoda y procesamiento de las ocurrencias. | 19 |
| 3.3) Datos ambientales | 19 |
| 3.4) Desarrollo de modelos | 20 |

| | | |
|--------|---|----|
| 3.4.1) | Riqueza observada..... | 20 |
| 3.4.2) | Modelos de Nicho ecológico..... | 20 |
| 3.4.3) | Estimación de la riqueza predicha..... | 21 |
| 4) | RESULTADOS..... | 23 |
| 4.1) | Lista taxonómica de copépodos y riqueza observada | 23 |
| 4.2) | Selección de Variables | 25 |
| 4.3) | Modelos de distribución de especies | 26 |
| 4.3.1) | Modelos de distribución Maxent..... | 28 |
| 4.3.2) | Modelos de distribución Ensamble de pequeños modelos (ESM) | 31 |
| 4.4) | Riqueza Predicha..... | 33 |
| 4.4.1) | Contribución de variables ambientales..... | 35 |
| 5) | DISCUSIÓN | 38 |
| 5.1) | Variabilidad espacial de la riqueza de copépodos y variables que estructuran su distribución geográfica. | 38 |
| 5.2) | Sesgos de información y comparación de métodos para estimar la diversidad de copépodos (SSDM/SESAM) | 40 |
| 6) | CONCLUSIONES | 43 |
| 8) | REFERENCIAS | 44 |
| 7) | ANEXOS..... | 54 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1: Esfuerzo de muestreo representado en riqueza de especies por número de observaciones en celda de $0.5 * 0.5^\circ$ (~ 50 Km ²). | 23 |
| Figura 2: Mapa de riqueza de especies observada a resolución de $0.5 * 0.5^\circ$ (~ 50 Km ²). | 24 |
| Figura 3: Matriz de correlación de Pearson de las variables ambientales seleccionadas para los modelos de distribución de especies. | 25 |
| Figura 4: Mapas de distribución geográfica predicha (presencia/ausencia) de especies de copépodos. | 27 |
| Figura 5: Mapas de distribución geográfica predicha (continua, 0 a 1) de especies de copépodos utilizando el algoritmo Maxent. | 28 |
| Figura 6: Mapas de distribución continua de especies de copépodos utilizando método de Ensamble de pequeños modelos (ESM) | 31 |
| Figura 7: Contribución relativa promedio de variables ambientales para todas las predicciones de especies mediante GLM en método ESM. | 32 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|--|----|
| Tabla 1: Factor de inflación de varianza (VIF) para variables ambientales utilizadas en los MNE. | 26 |
| Tabla 2: Tabla de rendimiento de modelo (AUC) y contribución de variables ambientales (Maxent). | 30 |
| Tabla 3: Tabla de rendimiento de modelos y contribución de variables (ESM). | 33 |
| Tabla 4: Resumen de los coeficientes obtenidos para el modelo de riqueza observada obtenido por GLM. | 35 |
| Tabla 5: Análisis de GLM para riqueza predicha por SSDM | 37 |
| Tabla 6: Análisis de GLM para riqueza predicha por SESAM | 37 |

ÍNDICE DE APÉNDICES

| | |
|--|----|
| Anexo 1: Lista taxonómica de especies de copépodos..... | 54 |
| Anexo 2: Mapas de distribución binaria | 58 |
| Anexo 3: Mapas de distribución continua | 59 |
| Anexo 4: Mapa de distribución de ocurrencias | 60 |
| Anexo 5: Variables ambientales de Bio–Oracle y MARSPEC..... | 61 |

RESUMEN

El zooplancton es responsable de la canalización de carbono y de la producción secundaria en el océano. Dentro del zooplancton la clase Copepoda, es la más abundante correspondiendo entre el 80 y 97% de la biomasa total. Biogeográficamente los copépodos presentes en las costas de Chile han sido estudiados principalmente en los centros de surgencia costera frente a Mejillones y Concepción. No obstante, en gran parte de la costa chilena, se desconoce la distribución geográfica de las especies. Por ello, este trabajo evalúa los patrones de diversidad de los copépodos a lo largo de las costas de Chile y los factores ambientales que modulan su distribución. Los patrones de diversidad se evaluaron mediante modelos de nicho ecológico utilizando ocurrencias georreferenciadas desde el repositorio OBIS y datos bibliográficos. Las variables ambientales se obtuvieron de Bio-Oracle y MARSPEC estandarizadas a una resolución de ~1 Km (0.0083°). Los modelos para cada especie se realizaron mediante los algoritmos Maxent y Ensamble de pequeños modelos. Las predicciones individuales fueron utilizadas para obtener la riqueza predicha mediante la sumatoria binaria simple mediante el método de SSDM y ranking de probabilidad continuas mediante método SESAM. Los factores que explican la riqueza observada y predicha fueron evaluados mediante modelos lineales generalizados (GLM). La riqueza observada fue de 35 especies. La predicción por SSDM mostró un máximo de 45 especies frente a Puerto Montt y en las zonas de surgencia evidenciando una mayor diversidad en la costa. El modelo SESAM mostró un máximo de 36 especies con una mayor riqueza restringida a la costa, pero con una mayor proyección oceánica en comparación con el método SSDM. Los modelos presentaron una similitud media ($D = 0.52$, $I = 0.77$), y una correlación de 0.7. Los resultados indican que la diversidad se encuentra heterogéneamente distribuida en las costas existiendo sitios de alta diversidad modulada principalmente por la temperatura superficial, así como por otras variables oceanográficas relacionadas con la productividad. La tendencia geográfica de la riqueza de copépodos puede estar influenciada por el mayor

esfuerzo de muestreo en algunas regiones del país, sesgo que puede ser minimizado al ocupar modelos predictivos de la distribución, los que además permiten reconocer las tendencias de la diversidad en una amplia escala geográfica y sus predictores que subyacen a estos patrones.

ABSTRACT

Zooplankton is responsible for carbon sequestration and secondary production in the ocean. Within zooplankton, the Copepoda class is the most abundant, corresponding to between 80 and 97% of the total biomass. Biogeographically, the copepods present on the coasts of Chile have been studied mainly in the coastal upwelling centers off Mejillones and Concepción. Nevertheless, in great part of the coast of Chile, the geographic distribution of the species is unknown. For this reason, this work evaluates the diversity patterns of copepods along the coasts of Chile and the environmental factors that modulate their distribution. Diversity patterns were evaluated by ecological niche models using georeferenced occurrences from the OBIS repository and bibliographic data. Environmental variables were obtained from Bio-Oracle and MARSPEC standardized to a resolution of ~1 km (0.0083°). The models for each species were made using the Maxent and Small Model Ensemble algorithms. The individual predictions were used to obtain the predicted richness by simple binary summation using the SSDM method and continuous probability ranking using the SESAM method. The factors that explain the observed and predicted richness were evaluated using generalized linear models (GLM). The observed richness was 35 species. The SSDM prediction showed a maximum of 45 species off Puerto Montt and in the upwelling zones, evidencing a greater diversity on the coast. The SESAM model showed a maximum of 36 species with a higher richness restricted to the coast, but with a higher oceanic projection compared to the SSDM method. The models presented a medium similarity ($D = 0.52$, $I = 0.77$), and a correlation of 0.7. The results indicate that diversity is heterogeneously distributed along the coasts, with sites of high diversity modulated mainly by surface temperature, as well as by other oceanographic variables related to productivity. The geographic trend of the richness of copepods may be influenced by the greater sampling effort in some regions of the country, a bias that can be minimized by using predictive distribution models, which also make it possible to recognize trends in diversity on a wide geographic scale and its predictors that underlie these patterns.

1) INTRODUCCIÓN

1.1) Sistema de Corriente de Humboldt (SCH) en las costas de Chile

El sistema pelágico del Sistema de Corriente de Humboldt (SCH), es reconocido como uno de los sistemas costeros más productivos a nivel mundial. Este se extiende desde el norte del Perú (8°S) hasta el sur de Chile (42°S) (Chavez *et al.*, 2003; Thiel *et al.*, 2007). Su alta productividad se debe a eventos de surgencia que ocurren a lo largo de sus costas (Bello *et al.*, 1997; Camus & Andrade, 1999; Escribano & McLaren, 1999) originados por el estrés del viento a lo largo de las costas de borde oriental, la cual combinada con el efecto de la rotación de la Tierra producen un transporte de aguas superficiales hacia fuera de la costa. Este movimiento de aguas superficiales produce un ascenso de aguas frías (~15°C) que surgen de las capas del subsuperficiales para reemplazar esta masa de agua que es transportada fuera de la costa (Holladay & O'brien, 1975).

Las zonas de surgencia presentan además bajas concentraciones de O₂ (<1 mL⁻¹) y altas concentraciones de nutrientes, tales como nitrato (>5 μM) y fosfato (>20 μM), los cuales fertilizan la zona eufótica sobre la plataforma continental (Escribano *et al.*, 2004) generando altas tasas de producción primaria (Daneri *et al.*, 2000) y secundaria (Medellín-Mora *et al.*, 2019), reflejadas consecuentemente por elevados niveles de producción pesquera (Ryther, 1969)

1.2) Zooplancton marino y los copépodos como modelo de estudio

En el SCH la comunidad de organismos está dominada principalmente por el plancton, siendo estos los organismos más diversos y abundantes (Aronés *et al.*, 2009). El plancton marino son aquellos organismos que habitan la columna de agua y cuya capacidad natatoria no es capaz de vencer las corrientes. El zooplancton corresponde a la fracción heterotrófica del plancton que juega un rol ecológico clave como captador, retenedor y canalizador de carbono en la bomba

biológica (Ducklow *et al.*, 2001), siendo responsables de la producción secundaria constituyendo la base de las tramas tróficas del océano (Steinberg & Landry, 2017). Estos organismos se puede clasificar según su tamaño, sin embargo, el mesozooplancton (200 - 300 μm) funciona como el principal nexo entre productores primarios y los grandes carnívoros (Sabatini *et al.*, 2009). Respecto a la diversidad zooplanctónica se pueden encontrar distintos grupos, siendo uno de ellos los copépodos de la clase Copepoda, los cuales son unos de los taxa más abundantes en el planeta (Humes, 1994; Turner, 2004; Huys *et al.*, 2016). Asimismo, son el componente más representativo del zooplancton, cuyas altas tasas de producción secundaria, constituyen entre el 80- 97% de la biomasa total (Hidalgo *et al.*, 2010; 2012; Medellín-Mora *et al.*, 2019).

El estudio de los copépodos es fundamental para el entendimiento de los ecosistemas marinos, sobre todo en escenarios cambiantes, debido a que ellos poseen ciclos de vida relativamente cortos (i.e., entre una semana y unos pocos meses), responden rápidamente a variaciones oceanográficas y ambientales asociadas al cambio climático (CC), tales como fluctuaciones en la temperatura, oxigenación, estratificación, producción primaria y surgencia, por lo tanto constituyen un importante grupo indicador ecológico (Hays *et al.*, 2005; Hooff & Peterson, 2006).

Respecto a la diversidad global de copépodos según Humes (1994) se conocen aproximadamente unas 11.500 especies. En la actualidad gracias al desarrollo de técnicas moleculares y la exploración de nuevos ecosistemas como el océano profundo, el número de especies ha ido en aumento. En este contexto, actualmente se reportan 236 familias y aproximadamente 13.970 especies (Huys *et al.*, 2016).

1.3) Base de datos de biodiversidad OBIS en el SCH y vacíos de conocimiento en la región.

En el SCH se han desarrollado iniciativas de amplio alcance (e.g. Census of marine life) cuya finalidad fue censar la biodiversidad en la región sudamericana y mundial (Costello *et al.*, 2010), las cuales han sido integradas en

la base de datos “*Ocean Biodiversity Information System*” (OBIS, <https://obis.org>) donde diariamente se actualiza con nuevos registros de ocurrencia. OBIS cuenta con más de 108.688.211 registros de ocurrencia de diferentes grupos, de los cuales, 2.484.339 corresponden a registros a nivel de especies de copépodos. No obstante, aún existen vacíos de información en ciertas regiones y taxones (Miloslavich *et al.*, 2011). En las costas de Chile los copépodos han sido ampliamente estudiados, sin embargo, esto ha sido principalmente enfocado a los distintos centros de surgencia en la región centro sur y norte del país (Escribano & Hidalgo, 2000; Hidalgo *et al.*, 2010; Escribano *et al.*, 2012; Hidalgo *et al.*, 2012), por lo que se espera que otras zonas de la costa menos estudiadas presenten una diversidad similar o mayor (Menegotto & Rangel, 2018).

1.4) Patrones de diversidad

Comprender los procesos que rigen la distribución de las comunidades biológicas es fundamental para identificar y predecir como responderían las comunidades a cambios ambientales globales (Guisan & Rahbek, 2011). Respecto a los patrones de diversidad tomando como indicador la riqueza de especies, la evidencia empírica indica patrones de distribución bimodales a lo largo de amplios gradientes latitudinales, siendo reportado para distintos grupos taxonómicos (Tittensor *et al.*, 2010; Menegotto & Rangel, 2018). Al respecto, existen diversas hipótesis que tratan de responder a este tipo de patrón de riqueza, donde la temperatura superficial sería el principal predictor de la riqueza de especies (Roy *et al.*, 1998; Tittensor *et al.*, 2010; Chaudhary *et al.*, 2021). En específico, los copépodos mostrarían también este patrón de diversidad con máximos en latitudes medias (Rombouts *et al.*, 2009) siendo determinado principalmente por la temperatura superficial del mar (Hidalgo *et al.*, 2010) y la estructura física superficial del océano (Rutherford *et al.*, 1999).

Esta relación entre diversidad-temperatura ha sido constante durante los últimos tres millones de años, donde la diversidad de especies zooplanctónicas responden a los cambios de temperatura en escalas de tiempo ecológicas, y que

el efecto del CC antropogénico puede ser parcialmente predecible a partir de registros fósiles (Yasuhara *et al.*, 2012).

1.5) Modelos de nicho ecológico (MNEs)

Una aproximación ecológica y estadística para entender los patrones de distribución de especies y sus poblaciones son los modelos de nicho ecológico. Esta aproximación se sustenta en la teoría de nicho ecológico, el cual es definido como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las que una especie es capaz de persistir (Hutchinson, 1957). Fuera del nicho, no se esperan que los individuos y poblaciones persistan (Holt, 2009).

Los modelos de nicho ecológico (MNE) corresponden a modelos estadísticos para predecir la distribución potencial de una especie en función de variables ambientales. Los MNEs se utilizan en ecología y biología de la conservación para estudiar la ecología y la distribución de especies, y para comprender cómo las especies pueden responder a los cambios en su entorno o clima (Pearman *et al.*, 2008).

1.6) Uso de modelos en el estudio de distribución de copépodos

Los MNEs utilizan datos sobre la ocurrencia (presencia y/o ausencia) de una especie en conjunto con variables ambientales (e.g. temperatura, clorofila, salinidad) para estimar el nicho ambiental y posteriormente predecir la distribución geográfica de una determinada especie. El modelo tiene como finalidad poder predecir la probabilidad de que la especie se encuentre en diferentes ubicaciones geográficas bajo diferentes condiciones ambientales (Rivera *et al.*, 2023).

Conocer el área geográfica en la que se distribuyen distintas especies de copépodos puede ayudarnos a comprender los factores que estructuran la diversidad de especies y la dinámica de los ecosistemas en los ambientes acuáticos (Rombouts *et al.*, 2011; Melo-Merino *et al.*, 2020; McGinty *et al.*, 2021).

En este sentido, la descripción espacial de la riqueza de especies de copépodos, así como sus variaciones espaciales como respuesta a distintas variables ambientales son poco conocidas en el Pacífico Sur oriental. Por esto, estudiar los patrones biogeográficos de los copépodos proporcionaría información necesaria para determinar la respuesta de especies ante la heterogeneidad ambiental y a futuro sentar las bases para poder realizar predicciones en océano cambiante en escenarios de CC (Pennino *et al.*, 2020).

En este seminario de título se estudió los patrones de distribución de distintas especies de copépodos descritas para la costa de Chile, generando modelos de la riqueza de especies de copépodos a partir de la recopilación de bases de datos de ocurrencias (digitales, literatura), así como información ambiental, generando modelos biogeográficos explícitos para determinar las variaciones espaciales de la diversidad.

Este estudio pretende aportar al conocimiento de los patrones geográficos de distribución y diversidad de copépodos en las costas de Chile determinando el patrón de la riqueza de especies y las variables subyacentes que estructuran su diversidad.

2) HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2.1) Pregunta científica

¿Existen diferencias espaciales en la diversidad de copépodos a lo largo de las costas de Chile?

¿Qué variables ambientales estructuran la diversidad de copépodos?

2.2) Hipótesis

La distribución y riqueza de copépodos presentaría una relación positiva con temperatura superficial del mar. En consecuencia, esta determinaría los patrones de diversidad en las costas de Chile.

2.3) Objetivo General

Conocer la distribución y riqueza de especies de copépodos a lo largo de la costa de Chile a partir de modelos de nicho ecológico.

2.4) Objetivos específicos

- I) Recopilar datos ambientales oceanográficos de las costas de Chile.
- II) Determinar variaciones espaciales de la estructura comunitaria de los copépodos a lo largo de las costas de Chile.
- III) Evaluar los patrones biogeográficos en el área de estudio a partir de datos biológicos y oceanográficos disponibles en bases de datos digitales y literatura.
- IV) Comparar métodos para la predicción de riqueza de especies en función de modelos de nicho ecológico.

3) METODOLOGÍA

3.1) Área de estudio

En el presente trabajo se seleccionó como área de estudio un cuadrante (78°30'O; 66°30'O; 17°30' S; 56°0' S) en el mar territorial chileno. Este cuadrante se determinó en función de la disponibilidad de registros de ocurrencias presentes en las bases de datos. Este cuadrante representa el sistema costero del país, albergando el SCH que representa $\frac{3}{4}$ partes del país (Thiel *et al.*, 2007), además se incluyó el sistema de fiordos en el sur y el Estrecho de Magallanes.

3.2) Datos de ocurrencias para Copepoda y procesamiento de las ocurrencias.

Los datos de presencia se obtuvieron del portal OBIS (<https://obis.org>), donde se seleccionaron todos los registros para la clase Copepoda Milne Edwards, 1840. Se incorporaron además registros provenientes en bibliografía (Palma, 2008; Fierro, 2019; González *et al.*, 2020). Los datos obtenidos fueron filtrados por profundidad en un rango de 0 - 200 m y se seleccionaron los registros a nivel de especie y subespecie.

Las ocurrencias de OBIS fueron procesadas en programa QGIS, eliminando registros duplicados y localizados en el continente. Se obtuvo inicialmente 4.599 ocurrencias, luego del proceso de filtrado más los datos presentes en bibliografía, se obtuvo un total 2.362 ocurrencias.

La taxonomía de las especies fue verificada con la base de datos WoRMS (Ahyong *et al.*, 2023).

3.3) Datos ambientales

Las variables oceanográficas fueron obtenidas desde las bases de datos MARSPEC (Sbrocco & Barber, 2013) y Bio-Oracle (Tyberghein *et al.*, 2012). Estas fueron delimitadas para el área de estudio, y estandarizadas a una resolución de 0.0083° (~ 1 Km). Se seleccionaron variables ambientales que presentan una relación biológica con el grupo de estudio. Dado que las variables

presentaron una alta colinealidad, afectando el desempeño del modelo (Graham *et al.*, 2008; De Marco & Nobrega, 2018), se utilizó el factor de inflación de la varianza (VIF) para detectar las variables correlacionadas mediante el uso del paquete “usdm” (Naimi *et al.*, 2014) y además esto fue complementado con un análisis a través de una matriz de correlación de Pearson. Fueron seleccionadas aquellos predictores que presentaron un $VIF < 3$ (Zuur *et al.*, 2010) y se retuvieron para los subsecuentes análisis.

3.4) Desarrollo de modelos

3.4.1) Riqueza observada

Se estimó la riqueza observada a partir de los registros de ocurrencias utilizando el programa Biodiverse 3.1 (Laffan *et al.*, 2010) donde se obtuvo la riqueza presente a partir de las ocurrencias, luego se estimó el esfuerzo de muestreo contabilizando el número de observaciones presentes en cada celda (0.5°) en función de la riqueza de especies utilizando el programa DIVA-GIS (<https://www.diva-gis.org>).

3.4.2) Modelos de Nicho ecológico

Se utilizaron las ocurrencias de especies y bases de datos ambientales para generar múltiples modelos y su posterior proyección en el paisaje. Estas predicciones geográficas se modelaron para cada especie utilizando dos aproximaciones: 1) para especies con > 14 ocurrencias los modelos se generaron con el algoritmo Maxent (Phillips *et al.*, 2006). Maxent es un método para realizar predicciones a partir de información incompleta. El algoritmo de máxima entropía (Maxent) permite predecir la distribución geográfica de una especie basándose únicamente en datos de presencia estimando la distribución de probabilidad de una especie en un área geográfica dependiendo directamente de las restricciones de las variables ambientales (Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006). 2) Para especies con < 14 y > 6 ocurrencias se utilizó el método de ensamble de pequeños modelos (ESM, por sus siglas en inglés), dado que a la fecha es la mejor opción metodológica para especies con pocas ocurrencias

(Breiner *et al.*, 2018). ESM es un método diseñado para realizar predicciones para especies raras las cuales cuentan con un número limitado de ocurrencias (Lomba *et al.*, 2010). Este método implica crear modelos bivariados (i.e., dos variables ambientales), donde se mide el rendimiento de cada uno de ellos, para finalmente promediar todos los modelos en un ESM de consenso (Breiner *et al.*, 2018). Como algoritmo se utilizó modelos lineales generalizados (GLM) para estimar nicho ecológico. Los análisis se realizaron en el paquete Ecospat (Di Cola *et al.*, 2017). Se obtuvo el rendimiento de los modelos a partir del cálculo del área bajo la curva (AUC), donde los valores del AUC indican el poder predictivo del modelo donde estos varían desde 0.5 a 1.0, donde un valor de AUC de 0,5 significa que el modelo es tan bueno como una suposición aleatoria y un valor de AUC igual a 1 significa una predicción perfecta traduciéndose en un sobreajuste del modelo (Manel *et al.*, 2001). De acuerdo con la escala de Swets (1988) valores de AUC 0.5-0.7 indican un bajo poder predictivo; 0.7–0.9 regular y > 0.9 alto poder predictivo.

3.4.3) Estimación de la riqueza predicha

Para estimar la riqueza predicha, se utilizó las distribuciones predichas para 60 especies (véase Anexo 1). Se utilizó un umbral (percentil 10 para cada especie) para clasificar la predicción continua en una predicción binaria, siendo 0 ausencia y 1 presencia. Este umbral se utilizó para todas las especies. Para esto se utilizaron dos aproximaciones: 1) modelos apilados de distribución de especies (SSDM, del inglés *stacked species distribution models*) utilizando 60 modelos binarios (Véase Anexo 1). Este método consiste en apilar los modelos de cada especie para obtener un mapa con la riqueza predicha (Ferrier & Guisan, 2006; Mateo *et al.*, 2012), y 2) modelado de ensamblaje de especies espacialmente explícito (SESAM, del inglés *spatially-explicit species assemblage modelling*). Se utilizaron 60 distribuciones modeladas (predicción continua) (Guisan & Rahbek, 2011). Este método consiste en la integración de modelos macroecológicos (MME) y SSDM en un método que considera tanto los factores abióticos para las predicciones como también las interacciones bióticas

consideradas a través de restricciones ecológicas como la existencia de patrones de agregación y segregación de especies a escalas espaciales siendo consideradas en datos de co-ocurrencia de especies (Guisan & Rahbek, 2011).

La aproximación SSDM se realizó en el software ArcGIS 10.4 (Esri, 2016) y la aproximación SESAM se realizó en el paquete Ecospat (Di Cola et al. 2017). Tanto la riqueza observada como la riqueza predicha por el modelo SSDM y SESAM fueron estandarizadas a una resolución de (~10.2 Km) 0.09° para posteriormente ser comparadas utilizando índices de similitud (I y D) y correlación (Warren et al. 2008) mediante la función *raster.overlap* del paquete de R ENMTools (Warren et al., 2010). Los factores que explican la riqueza observada y predicha fueron evaluados mediante modelos lineales generalizados (GLM) utilizando una distribución de Poisson. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R versión 4.2.2 (R-Core-Team, 2023).

4) RESULTADOS

4.1) Lista taxonómica de copépodos y riqueza observada

A partir de un total de 2362 registros de ocurrencias, se identificaron 51 especies, 9 subespecies, distribuidas en 5 órdenes, 16 familias y 26 géneros, donde el principal grupo fue el orden Calanoida, con 45 especies (véase Anexo 1).

Acartia (Acanthacartia) tonsa, fue la especie con mayor número de ocurrencias con 83 registros en el área de estudio. Los datos obtenidos entre los (17°S y 38°S) corresponden principalmente a la data presente en OBIS y los datos entre (40°S y 55° S) corresponde a la data descrita en el trabajo de Palma (2008).

El esfuerzo de muestreo (Figura 1) mostró que al aumentar el número de ocurrencias por celda (0.5°) la riqueza tiende a una asíntota, aproximadamente cuando existen sobre 40 observaciones, es decir que, si se aumentara los registros de ocurrencias de especies de copépodos en las celdas ya muestreadas, la riqueza de especies no aumentaría significativamente.

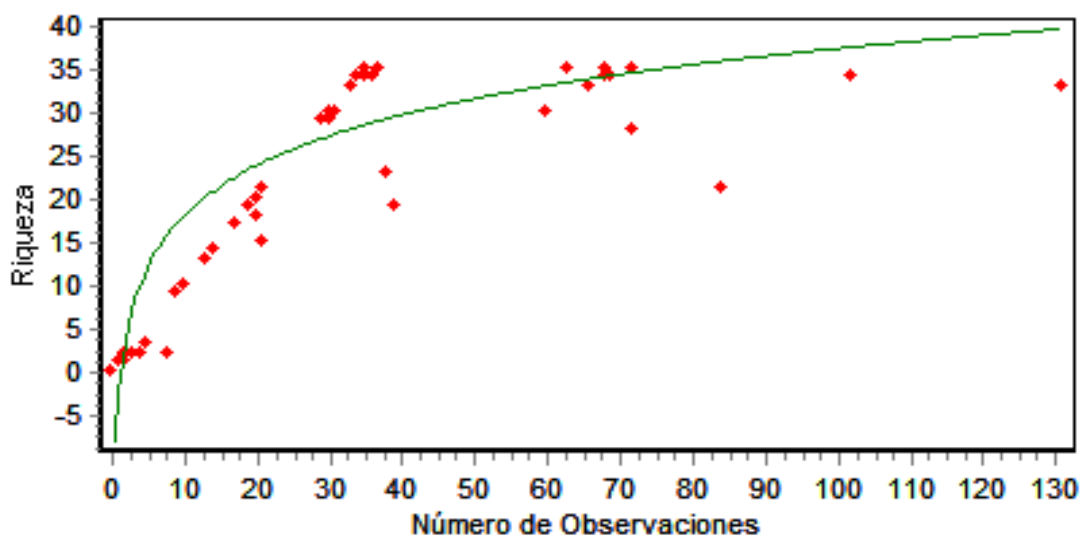


Figura 1: Esfuerzo de muestreo representado en riqueza de especies por número de observaciones en celda de 0.5 * 0.5° (~ 50 Km²).

La riqueza observada presentó un máximo 35 especies distribuidas en distintos puntos a lo largo del área de estudio (Figura 2) donde se puede identificar que existe una importante concentración de datos asociados a los principales centros de surgencia costera (e.g., Mejillones y Concepción) y en el sur del país la zona correspondiente a los fiordos. Se observó que el máximo de riqueza se encuentra desde Puerto Montt ($\sim 41.5^{\circ}\text{S}$) hacia el sur ($\sim 55^{\circ}\text{S}$).

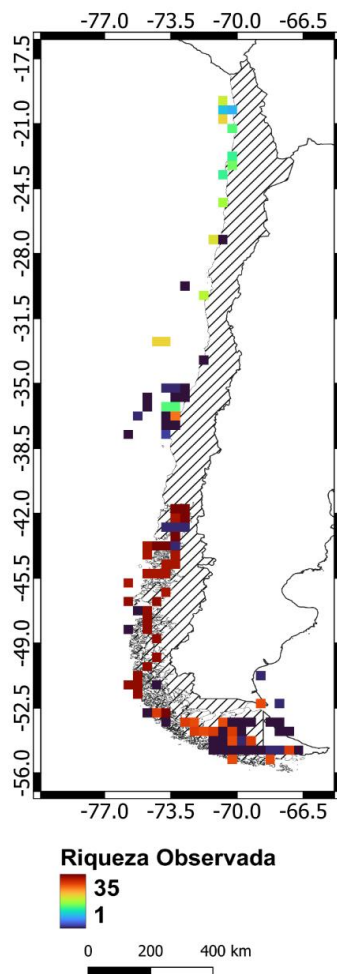


Figura 2: Mapa de riqueza de especies observada a resolución de $0.5 \times 0.5^{\circ}$ ($\sim 50 \text{ Km}^2$).

4.2) Selección de Variables

Se obtuvo un total de 19 variables oceanográficas las cuales incluyeron, promedio anual de temperatura Superficial TSS ($^{\circ}\text{C}$), promedio anual de clorofila ($\text{mg} \cdot \text{m}^3$), promedio anual de salinidad superficial SSS (psu), distancia a la costa (km), promedio anual de producción primaria ($\frac{\text{g} \cdot \text{m}^3}{\text{dia}}$), rango de oxígeno disuelto ($\text{mol} \cdot \text{m}^3$) entre otras. Los resultados del análisis del factor de inflación de varianza (VIF) señalaron 7 variables que no presentaban multicolinealidad (Tabla 1) y a su vez que no presentaban una correlación significativa señalada en la matriz de correlación (Figura 3).

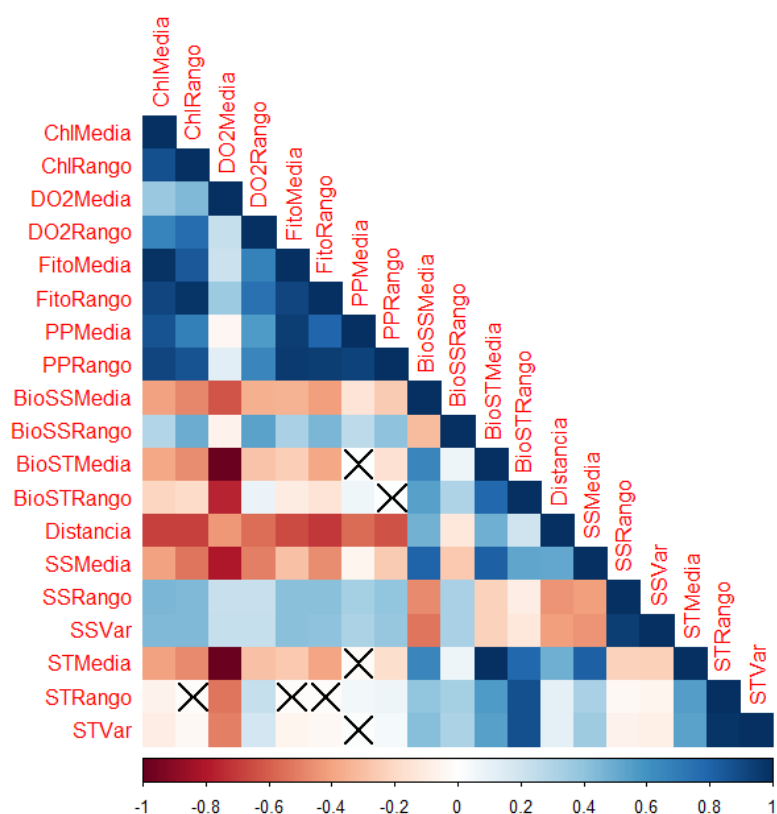


Figura 3: Matriz de correlación de Pearson de las variables ambientales seleccionadas para los modelos de distribución de especies.

Tabla 1: Factor de inflación de varianza (VIF) para variables ambientales utilizadas en los MNE.

| Variable | VIF |
|-------------------------------------|------------|
| Rango de Oxígeno Disuelto | 2.87 |
| Producción primaria Promedio | 2.31 |
| Salinidad superficial Promedio | 2.69 |
| Rango de Salinidad superficial | 1.6 |
| Distancia a la costa | 2.63 |
| Varianza de Temperatura superficial | 1.7 |
| Temperatura superficial promedio | 2.7 |

4.3) Modelos de distribución de especies

Se obtuvieron 44 modelos de distribución mediante el método de Maxent y 16 con el método de ensamble de pequeños modelos (ESM). En ambos métodos se visualizaron las proyecciones de los modelos predictivos en mapas de distribución, presencia/ausencia (Figura 4) y predicciones continuas (Figura 5).

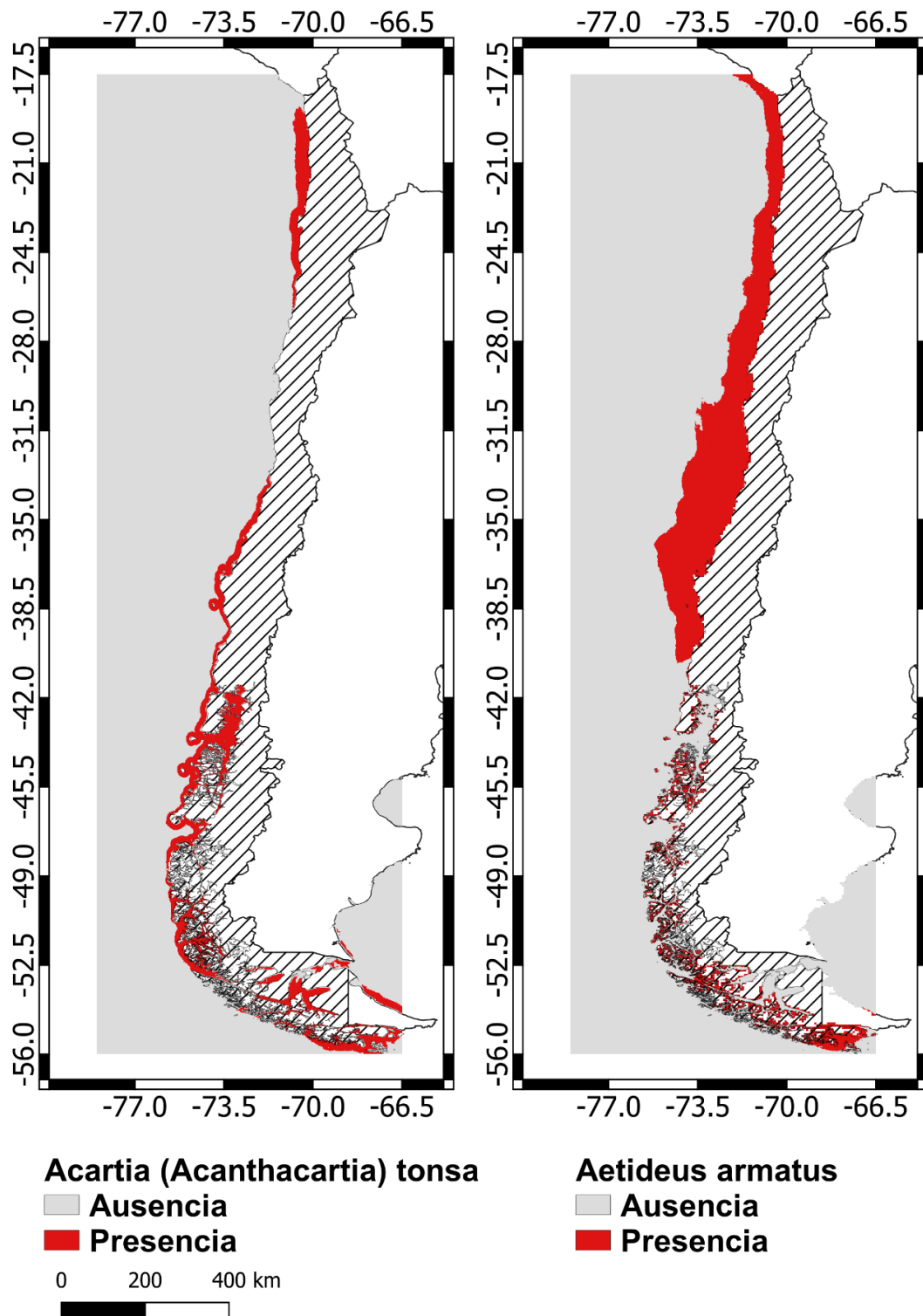


Figura 4: Mapas de distribución geográfica predicha (presencia/ausencia) de especies de copépodos.

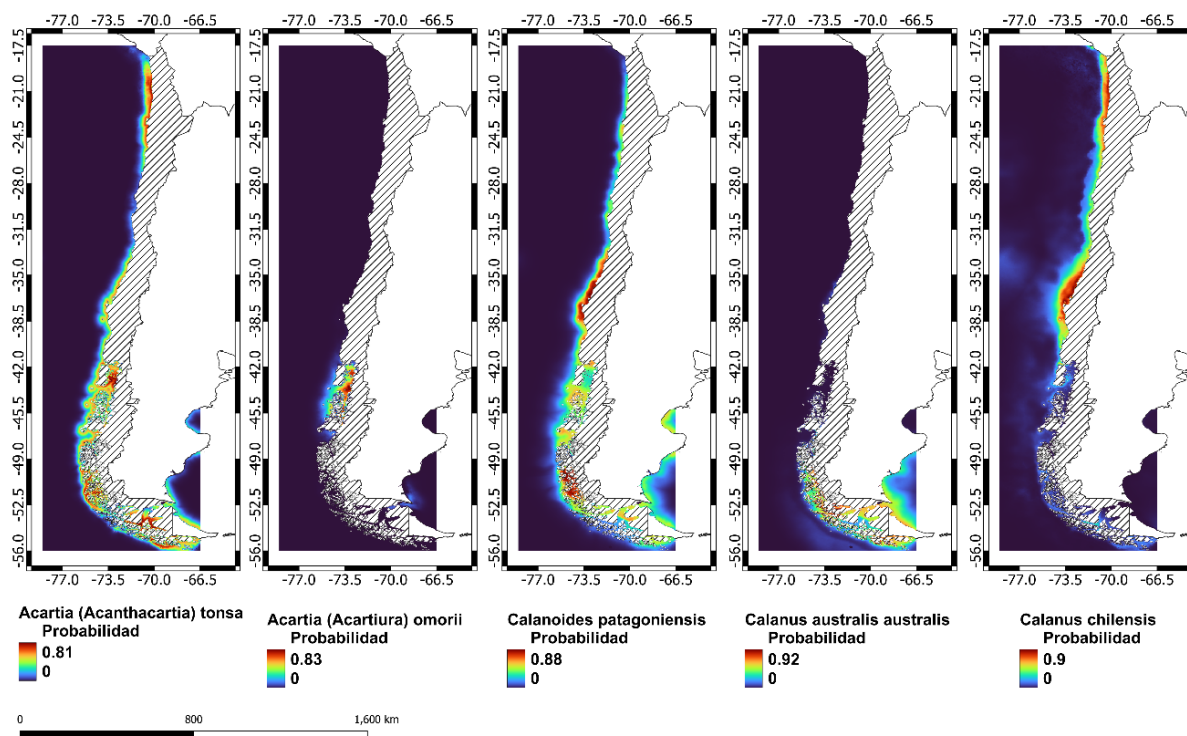


Figura 5: Mapas de distribución geográfica predicha (continua, 0 a 1) de especies de copépodos utilizando el algoritmo Maxent.

4.3.1) Modelos de distribución Maxent

En los modelos generados mediante Maxent se obtuvo el porcentaje de las variables que más contribuyeron para el modelo. En promedio para las distintas especies, la distancia a la costa (53.0 %) y el rango de salinidad (18.0%) presentaron los porcentajes de contribución más altos para la predicción (Tabla 2). A través de los modelos de Maxent se modelaron un total de 4 órdenes, donde el orden Calanoida presentó el mayor número de especies modeladas con 35 especies.

Los resultados indican que especies de copépodos pertenecientes a la familia Calanidae, tales como *Calanoides patagoniensis* y *Calanus australis* mostraron que el oxígeno disuelto es una de las variables más importante para la predicción de su distribución (19.2% para *C. patagoniensis* y 14.7% para *C. australis* respectivamente).

Por otra parte, la especie *Acartia (Acanthacartia) tonsa*, es la especie con mayor número de registros de ocurrencias, evidenciando una amplia distribución latitudinal en el área de estudio (Figura 5) Se observó que otras especies de la familia Acartiidae presentaron un área de distribución reducida como el caso de *Acartia (Acartiura) omorii*, siendo esta especie limitada al mar interior de Chiloé (Seno de Reloncaví, el Golfo de Ancud y el Golfo Corcovado).

En general los modelos presentaron un AUC promedio de 0.972. Se observaron patrones de distribución asociados a zonas productivas mostrando mayor probabilidad de presencia en zonas cercanas a la costa, disminuyendo su probabilidad al alejarse de esta. Por otra parte, la salinidad cumpliría un rol fundamental al determinar los patrones al aumentar la latitud.

Tabla 2: Tabla de rendimiento de modelo (AUC) y contribución de variables ambientales (Maxent).

| Orden | Familia | Especie | AUC | BioDO2RR | BioPPMR | Distance | SSSmean | SSSrange | SSTmean | SSTrange | SSTvar |
|------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-------|----------|---------|----------|---------|----------|---------|----------|--------|
| Calanoida | Acartiidae | <i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i> | 0.969 | 1.17 | 14.12 | 72.34 | 1.31 | 8.28 | 2.19 | 0.29 | 0.31 |
| | | <i>Acartia (Acartiura) omorii</i> | 0.996 | 5.59 | 0.00 | 10.55 | 21.38 | 59.35 | 0.42 | 0.32 | 2.40 |
| | Aetideidae | <i>Aetideus arcuatus</i> | 0.984 | 0.05 | 0.01 | 54.83 | 0.00 | 2.49 | 38.76 | 3.86 | 0.00 |
| | | <i>Aetideus australis</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | | <i>Chiridius gracilis</i> | 0.973 | 0.19 | 5.06 | 67.76 | 6.28 | 14.99 | 4.32 | 0.32 | 1.08 |
| | | <i>Chiridius molestus</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | | <i>Euchirella rostrata</i> | 0.960 | 0.29 | 6.67 | 20.02 | 7.76 | 62.32 | 0.16 | 0.27 | 2.51 |
| | | <i>Gaetanus kruppii</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | Augaptilidae | <i>Augaptilus glacialis</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | Calanidae | <i>Calanoides patagoniensis</i> | 0.962 | 19.20 | 5.10 | 64.18 | 3.24 | 7.32 | 0.26 | 0.60 | 0.10 |
| | | <i>Calanus australis australis</i> | 0.988 | 14.70 | 6.12 | 17.07 | 0.00 | 0.28 | 61.82 | 0.02 | 0.00 |
| | | <i>Calanus chilensis</i> | 0.974 | 6.08 | 74.74 | 1.77 | 3.04 | 1.76 | 5.20 | 0.00 | 7.41 |
| | | <i>Calanus simillimus</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | | <i>Nannocalanus minor</i> | 0.984 | 1.60 | 0.81 | 32.04 | 4.07 | 57.94 | 0.72 | 0.20 | 2.64 |
| | | <i>Neocalanus tonsus</i> | 0.973 | 0.19 | 5.06 | 67.76 | 6.28 | 14.99 | 4.32 | 0.32 | 1.08 |
| | Candaciidae | <i>Candacia norvegica norvegica</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | Centropagidae | <i>Centropages abdominalis</i> | 0.984 | 1.60 | 0.81 | 32.04 | 4.07 | 57.94 | 0.72 | 0.20 | 2.64 |
| | | <i>Centropages brachiatus</i> | 0.966 | 0.12 | 15.37 | 72.97 | 1.20 | 7.30 | 0.91 | 1.16 | 0.97 |
| | | <i>Centropages bradyi</i> | 0.960 | 0.46 | 11.62 | 60.83 | 10.77 | 13.20 | 0.92 | 0.62 | 1.56 |
| | Clausocalanidae | <i>Clausocalanus ingens</i> | 0.960 | 0.46 | 11.62 | 60.83 | 10.77 | 13.20 | 0.92 | 0.62 | 1.56 |
| | | <i>Clausocalanus laticeps</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | | <i>Ctenocalanus citer</i> | 0.973 | 0.19 | 5.06 | 67.76 | 6.28 | 14.99 | 4.32 | 0.32 | 1.08 |
| | | <i>Ctenocalanus vanus</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| <i>Drepanopus forcipatus</i> | | 0.963 | 0.45 | 5.03 | 81.87 | 0.18 | 9.02 | 1.62 | 0.24 | 1.59 | |
| <i>Microcalanus pygmaeus</i> | | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 | |
| Eucalanidae | <i>Eucalanus elongatus elongatus</i> | 0.966 | 0.34 | 5.22 | 78.48 | 0.08 | 10.80 | 3.56 | 0.52 | 0.99 | |
| | <i>Subeucalanus longiceps</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 | |
| Heterorhabdidae | <i>Heterorhabdus spinifrons</i> | 0.972 | 0.26 | 6.41 | 69.13 | 11.39 | 10.52 | 0.69 | 0.76 | 0.86 | |
| Lucicutiidae | <i>Lucicutia clausi</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 | |
| Metridinidae | <i>Metridia brevicauda</i> | 0.970 | 0.47 | 7.11 | 71.55 | 4.12 | 14.54 | 1.71 | 0.05 | 0.46 | |
| | <i>Metridia lucens lucens</i> | 0.960 | 0.46 | 11.62 | 60.83 | 10.77 | 13.20 | 0.92 | 0.62 | 1.56 | |
| | <i>Pleuromamma gracilis gracilis</i> | 0.914 | 0.00 | 64.28 | 10.82 | 0.00 | 0.00 | 11.13 | 2.73 | 11.04 | |
| Paracalanidae | <i>Paracalanus indicus</i> | 0.982 | 13.20 | 59.41 | 3.31 | 5.77 | 0.90 | 13.54 | 0.00 | 3.86 | |
| | <i>Paracalanus parvus parvus</i> | 0.991 | 16.77 | 1.96 | 28.92 | 0.44 | 49.77 | 1.60 | 0.44 | 0.10 | |
| Phaennidae | <i>Bachycalanus atlanticus</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 | |
| Cyclopoidea | Lubbockiidae | <i>Lubbockia aculeata</i> | 0.960 | 0.46 | 11.62 | 60.83 | 10.77 | 13.20 | 0.92 | 0.62 | 1.56 |
| | | <i>Atrophia minuta</i> | 0.975 | 0.38 | 5.93 | 68.19 | 6.91 | 13.66 | 3.94 | 0.39 | 0.59 |
| | Oithonidae | <i>Oithona atlantica</i> | 0.970 | 0.25 | 6.41 | 76.66 | 4.17 | 9.55 | 1.51 | 0.37 | 1.07 |
| | | <i>Oithona davisae</i> | 0.984 | 1.60 | 0.81 | 32.04 | 4.07 | 57.94 | 0.72 | 0.20 | 2.64 |
| | | <i>Oithona setigera setigera</i> | 0.943 | 3.79 | 65.20 | 1.22 | 0.00 | 0.00 | 3.88 | 5.25 | 20.66 |
| <i>Oithona similis</i> | | 0.952 | 1.62 | 20.54 | 56.66 | 0.94 | 17.17 | 0.78 | 0.00 | 2.28 | |
| Oncaeidae | <i>Triconia conifera</i> | 0.986 | 16.66 | 48.69 | 1.37 | 7.88 | 3.45 | 14.31 | 0.00 | 7.64 | |
| Harpacticoida | Ectinosomatidae | <i>Microsetella rosea</i> | 0.985 | 0.03 | 3.30 | 78.44 | 1.96 | 6.92 | 6.28 | 2.26 | 0.81 |
| Monstrilloidea | Monstrillidae | <i>Monstrilla grandis</i> | 0.984 | 1.60 | 0.81 | 32.04 | 4.07 | 57.94 | 0.72 | 0.20 | 2.64 |

4.3.2) Modelos de distribución Ensamble de pequeños modelos (ESM)

A través del método ESM se modelaron 3 órdenes, donde el más representativo fue el orden Calanoida con 10 especies (Tabla 3). En los 16 modelos realizados por el método ESM se observó una mayor probabilidad de presencia asociados a zonas altamente productivas como las áreas de surgencia costera (e.g., Concepción, Mejillones) (Figura 6).

En promedio los modelos predictivos mostraron un ajuste de 0.917, a su vez, se obtuvo la contribución relativa de cada variable ambiental, siendo en primer lugar, la producción primaria promedio la variable que más contribuyó en general para los 16 modelos de distribución (Figura 7).

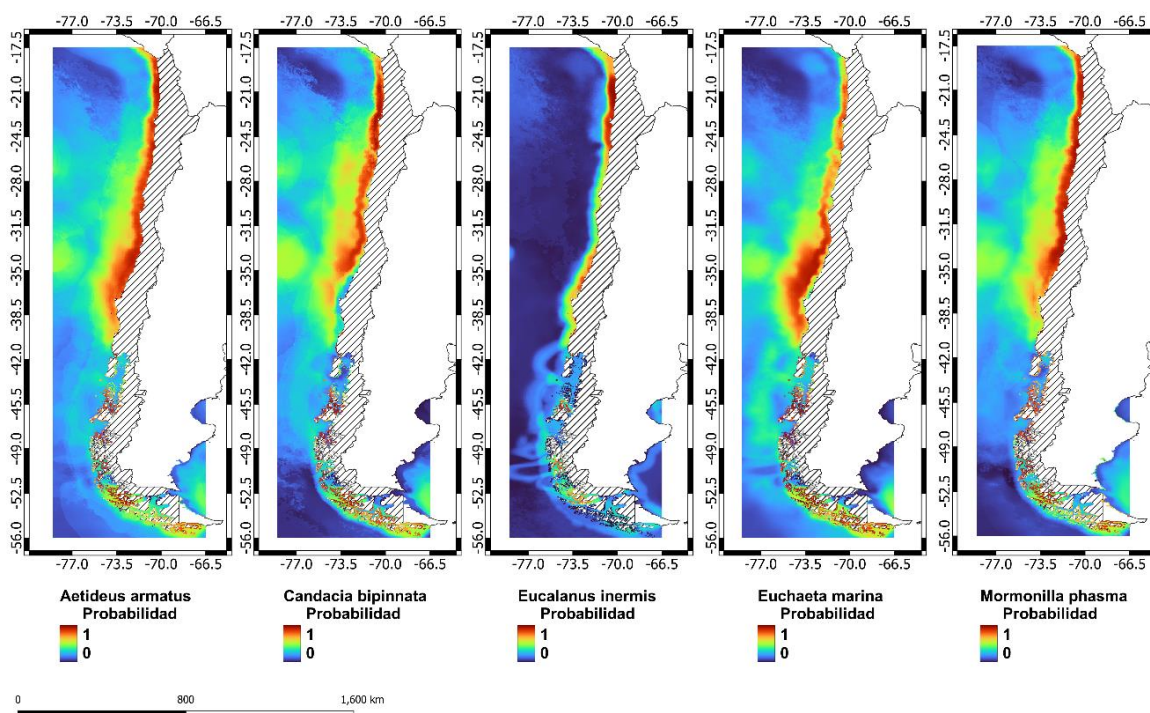


Figura 6: Mapas de distribución continua de especies de copépodos utilizando método de Ensamble de pequeños modelos (ESM)

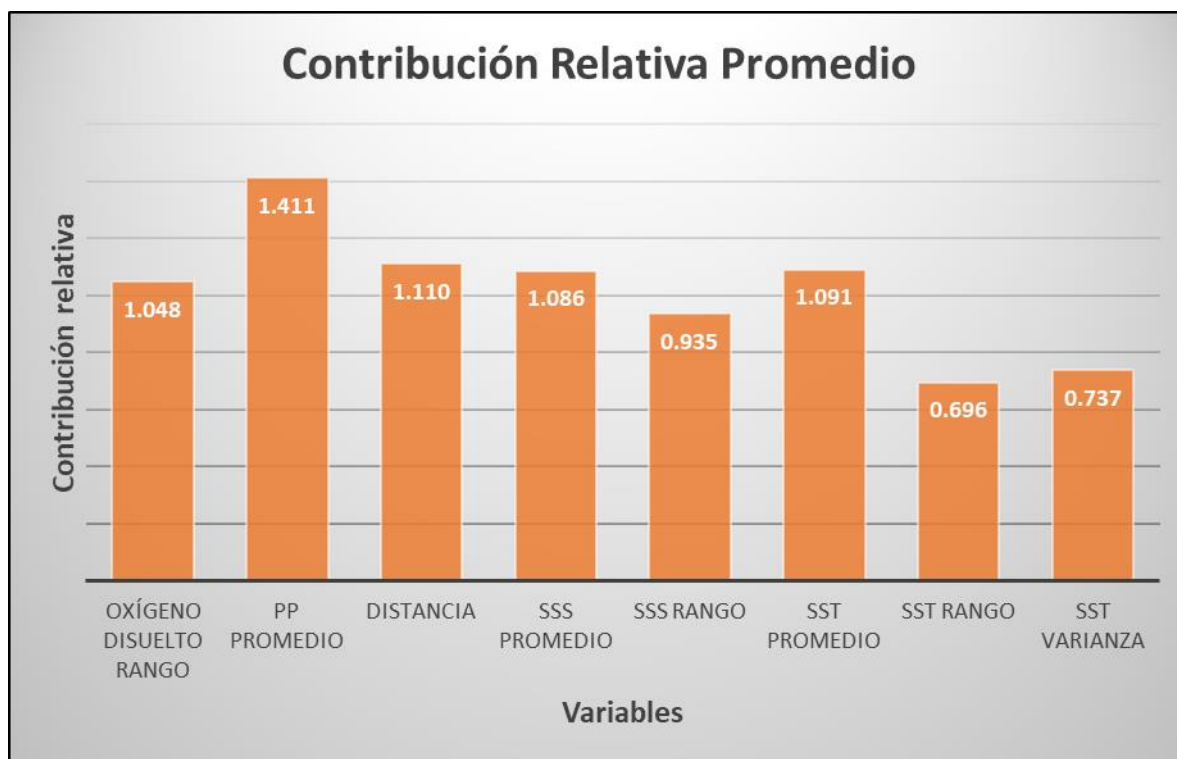


Figura 7: Contribución relativa promedio de variables ambientales para todas las predicciones de especies mediante GLM en método ESM.

Tabla 3: Tabla de rendimiento de modelos y contribución de variables (ESM).

| Orden | Familia | Especie | AUC | BioDO2RR | BioPPMR | Distance | SSSmean | SSSrange | SSTmean | SSTrange | SSTvar |
|----------------|--------------------------|--|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Calanoida | Aetideidae | <i>Aetideus armatus</i> | 0.869 | 1.03 | 1.64 | 1.09 | 0.93 | 0.75 | 1.19 | 0.76 | 0.71 |
| | Candaciidae | <i>Candacia bipinnata</i> | 0.921 | 0.94 | 1.62 | 1.07 | 1.22 | 0.94 | 1.14 | 0.61 | 0.65 |
| | Clausocalanidae | <i>Clausocalanus arcuicornis arcuicornis</i> | 0.786 | 1.07 | 1.77 | 1.52 | 1.06 | 0.89 | 1.10 | 0.52 | 0.42 |
| | Eucalanidae | <i>Eucalanus inermis</i> | 0.979 | 1.01 | 1.22 | 1.13 | 1.13 | 1.19 | 0.92 | 0.70 | 0.77 |
| | | <i>Pareucalanus attenuatus</i> | 0.948 | 1.28 | 1.33 | 1.49 | 1.10 | 0.72 | 0.87 | 0.65 | 0.67 |
| | Euchaetidae | <i>Euchaeta marina</i> | 0.915 | 1.09 | 1.14 | 0.98 | 0.93 | 1.01 | 1.27 | 0.78 | 0.84 |
| | Metridinidae | <i>Pleuromamma abdominalis abdominalis</i> | 0.934 | 0.96 | 1.13 | 0.90 | 1.12 | 0.89 | 1.32 | 0.87 | 0.85 |
| | Rhincalanidae | <i>Rhincalanus nasutus</i> | 0.961 | 1.01 | 1.14 | 0.93 | 1.04 | 0.94 | 1.18 | 0.92 | 0.87 |
| | Scolecitrichidae | <i>Scolecithrix bradyi</i> | 0.992 | 1.05 | 1.23 | 1.12 | 1.09 | 1.22 | 0.90 | 0.68 | 0.77 |
| Temoridae | <i>Temora discaudata</i> | 0.990 | 0.92 | 1.10 | 1.17 | 1.18 | 1.14 | 0.82 | 0.84 | 0.84 | |
| Cyclopoida | Corycaeidae | <i>Agetus typicus</i> | 0.901 | 0.99 | 1.36 | 1.09 | 1.12 | 0.99 | 1.02 | 0.73 | 0.77 |
| | Oithonidae | <i>Oithona plumifera</i> | 0.982 | 0.99 | 1.30 | 1.08 | 1.00 | 1.30 | 0.89 | 0.74 | 0.77 |
| | Oncaeidae | <i>Oncaea media</i> | 0.878 | 0.96 | 1.48 | 1.23 | 0.97 | 0.89 | 1.01 | 0.71 | 0.79 |
| | | <i>Oncaea mediterranea mediterranea</i> <i>Oncaea venusta</i> | 0.912 0.868 | 0.97 1.12 | 1.32 1.86 | 0.86 1.07 | 1.25 1.05 | 0.70 0.86 | 1.47 1.18 | 0.76 0.42 | 0.83 0.63 |
| Mormonilloidea | Mormonillidae | <i>Mormonilla phasma</i> | 0.832 | 1.37 | 1.92 | 1.04 | 1.20 | 0.54 | 1.18 | 0.46 | 0.60 |

4.4) Riqueza Predicha

El método de apilamiento de modelos de distribución (SSDM) (Figura 8a) mostró una alta riqueza principalmente asociada con la costa y disminuyendo la probabilidad de presencia al alejarse de esta. Esta predicción de riqueza mostró un máximo de 45 especies en el área de estudio, con máximos de diversidad entre las latitudes 42° y los 55°S (Figura 4). La riqueza estimada por SSDM presentó una baja similitud respecto con la riqueza observada ($D = 0.033$, $I = 0.146$) asimismo, mostró una baja correlación con la riqueza observada ($r=0.121$).

Por otro lado, el método SESAM mostró una predicción de riqueza con un máximo de 36 especies cercano a la zona de Puerto Montt, en el Seno de Reloncaví (Figura 8b). La riqueza observada presentó una baja similitud en comparación al método SESAM ($D = 0.0014$, $I = 0.028$), y una baja correlación con la riqueza observada ($r=0.002$). Las predicciones de riqueza de los métodos SSDM y SESAM presentaron una similitud media ($D = 0.52$, $I = 0.77$), a su vez mostraron una alta correlación ambas predicciones ($r= 0.70$).

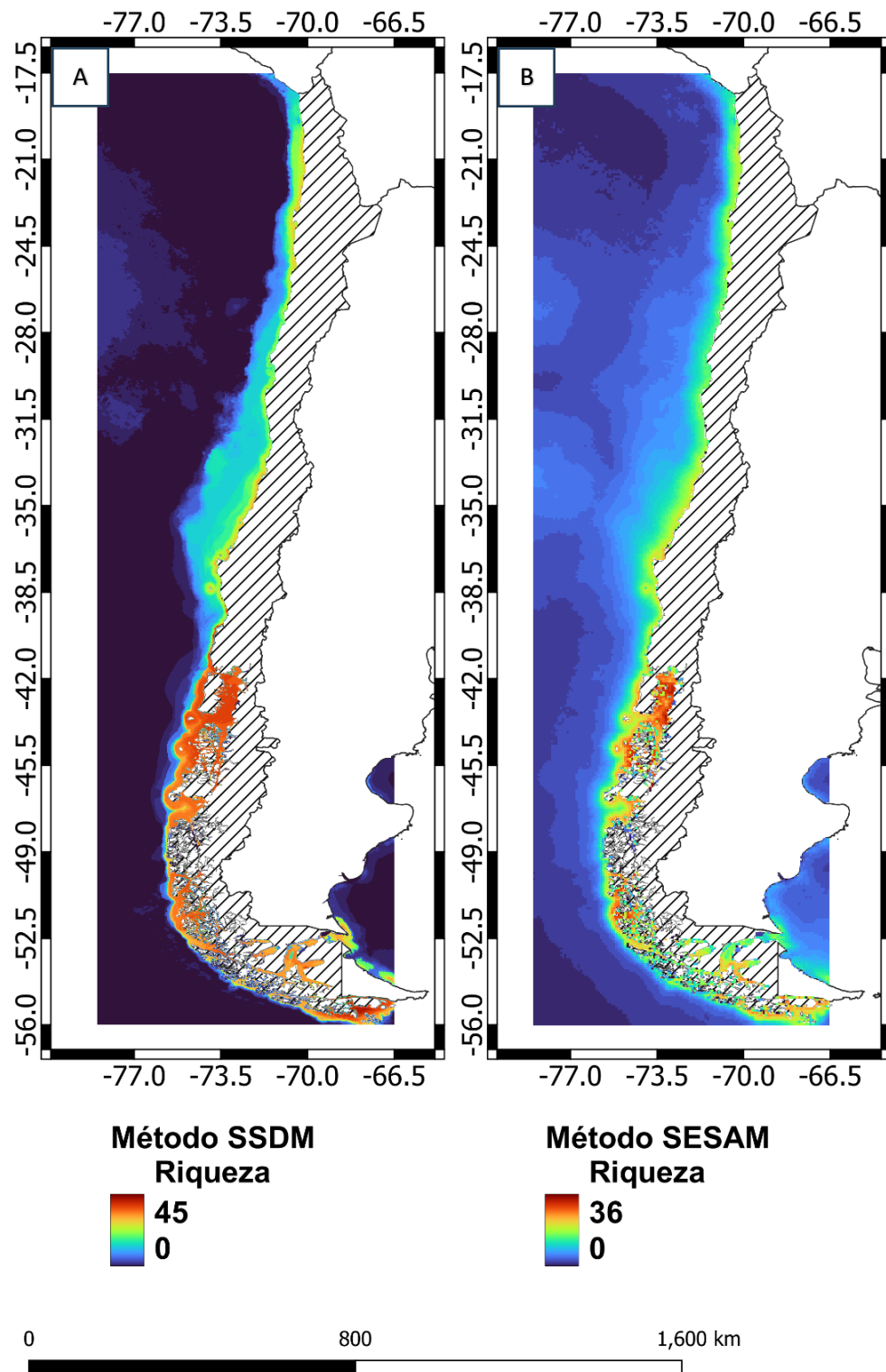


Figura 8: Mapas de riqueza predicha. **A)** método modelos de distribución de especies apiladas (SSDM). **B)** modelado de ensamblaje de especies espacialmente explícito (SESAM).

4.4.1) Contribución de variables ambientales

A partir de los resultados entregados por GLM para determinar las variables oceanográficas que estructuran la riqueza, estos indican que la riqueza observada es explicada por las distintas variables ambientales, excepto la temperatura superficial promedio (Tabla 4). Se observó que la variable distancia a la costa tiene una relación negativa con la riqueza observada al igual que el rango de oxígeno disuelto. Por otra parte, el rango de salinidad y el rango de temperatura mostrarían una relación positiva con la riqueza. Por tanto, la riqueza estaría determinada por la variabilidad de las variables ambientales. El modelo GLM mostró que la riqueza observada estaría explicada en un 23% por los predictores ambientales.

Tabla 4: Resumen de los coeficientes obtenidos para el modelo de riqueza observada obtenido por GLM.

| Coeficientes: | Estimado | Error Std. | Pr(> z) |
|-------------------------------|----------|------------|----------|
| Intercepto | 2.696 | 0.026 | < 0.01 |
| SST rango | 0.317 | 0.065 | <0.05 |
| SST promedio | 0.118 | 0.048 | <0.05 |
| PP promedio | 0.0697 | 0.038 | 0.0707 |
| SSS rango | 0.229 | 0.044 | <0.05 |
| Distancia | -0.152 | 0.048 | <0.05 |
| Oxígeno disuelto rango | -0.265 | 0.035 | <0.05 |
| SST varianza | -0.182 | 0.063 | <0.05 |
| SSS promedio | -0.150 | 0.057 | <0.05 |

Respecto a la riqueza predicha tanto por el método SSDM y SESAM se obtuvo que todas las variables ambientales presentaron valores significativos ($p < 0.05$) en relación con la riqueza, donde la mayoría de las variables presentaron una relación positiva con la riqueza (Tabla 5 y 6), exceptuando la distancia a la costa y la variabilidad de la temperatura superficial que presentaron un relación

negativa y significativa. En el caso de la riqueza predicha por el método SESAM se obtuvo que el promedio de salinidad superficial presentaba una relación negativa con la riqueza predicha. Para la predicción de SSDM se obtuvo un R^2 de 0.73 y para SESAM se obtuvo un R^2 de 0.82

Tabla 5: Análisis de GLM para riqueza predicha por SSDM

| Coeficientes: | Estimado | Error Std. | Pr(> z) |
|-------------------------------|----------|------------|----------|
| Intercepto | -0.270 | 0.009 | <0.01 |
| SST rango | 0.711 | 0.010 | <0.01 |
| SST promedio | 0.144 | 0.004 | <0.01 |
| PP promedio | 0.123 | 0.002 | <0.01 |
| SSS rango | 0.203 | 0.002 | <0.01 |
| Distancia | -1.707 | 0.010 | <0.01 |
| Oxígeno disuelto rango | 0.156 | 0.003 | <0.01 |
| SST varianza | -1.090 | 0.012 | <0.01 |

Tabla 6: Análisis de GLM para riqueza predicha por SESAM

| Coeficientes: | Estimado | Error Std. | Pr(> z) |
|-------------------------------|----------|------------|----------|
| Intercepto | 1.394 | 0.003 | <0.01 |
| SST rango | 0.527 | 0.00968 | <0.01 |
| SST promedio | 0.172 | 0.0052 | <0.01 |
| PP promedio | 0.131 | 0.00308 | <0.01 |
| SSS rango | 0.120 | 0.00264 | <0.01 |
| Distancia | -0.437 | 0.00479 | <0.01 |
| Oxígeno disuelto rango | 0.129 | 0.00330 | <0.01 |
| SST varianza | -0.731 | 0.0107 | <0.01 |
| SSS promedio | -0.0822 | 0.00526 | <0.01 |

5) DISCUSIÓN

5.1) Variabilidad espacial de la riqueza de copépodos y variables que estructuran su distribución geográfica.

El presente estudio se realizó con el fin de comprender cómo la riqueza de especies copépodos se estructura a lo largo de la costa de Chile visto desde un plano general a partir de modelos predictivos de distribución de especie en base a la teoría de nicho. Los resultados de las proyecciones señalaron una alta diversidad de copépodos con la zona costera, la cual estaría determinada por la disponibilidad de alimento presente en la zona de plataforma continental. Esta mayor diversidad evidencia una alta asociación con zonas altamente productivas de surgencia costera, siendo este uno de los mecanismos más importante para explicar la diversidad zooplanctónica (Hidalgo *et al.*, 2012).

Asimismo, y de acuerdo con Morales *et al.* (2010) en la zona costera existiría una retención causado por comportamiento biológico de los taxa combinado con procesos físicos (e.g., transporte de Ekman, topografía). En el caso de las zonas de surgencia este comportamiento biológico podría estar dado también por otros factores, tales como la depredación, y su disminución en zonas deficientes de oxígeno, disponibilidad de alimento (Castro *et al.*, 2007).

En línea con lo anterior, Tittensor *et al.* (2010) señala que la diversidad en el ambiente marino estaría determinada principalmente por la temperatura superficial, mostrando en general una relación positiva y significativa con la diversidad global. En el caso de la diversidad de copépodos esta relación también ha sido reportada a escala local y regional para copépodos (Rombouts *et al.*, 2009; Hidalgo *et al.*, 2012). En este estudio los resultados apoyan esta tendencia, evidenciando una relación positiva con los promedios y rangos de temperatura superficial (Tablas 4, 5, y 6). Se observó además que tanto la varianza de temperatura en los tres indicadores de la diversidad (i.e. riqueza observada, simulada por SSDM y SESAM) presentó una relación negativa con la riqueza. Esta relación negativa este dada por diversos factores: 1) una alta variabilidad de

la temperatura requiere que las especies de copépodos sean altamente adaptables a diferentes cambios de temperatura (Rombouts *et al.*, 2011), donde se ha observado que existen rangos de temperatura óptimos especie-específicos (Takahashi & Ohno, 1996) y 2). Los copépodos presentan ciclos de vida complejos que puede estar determinados por la temperatura (Lonsdale & Levinton, 1985; Escribano *et al.*, 1998; Hidalgo & Escribano, 2007; 2008) por lo que variaciones de temperatura pueden llegar a alterar el crecimiento de los organismos (Giraldo *et al.*, 2006) generando una mayor tasa de mortalidad natural no predatoria causada por diversos factores asociados (Tang & Elliott, 2014), tales como el oxígeno disuelto, la temperatura y la clorofila (Yáñez *et al.*, 2012; 2019).

De acuerdo con Woodd-Walker *et al.* (2002) la diversidad de copépodos estaría estrechamente ligada no solo a la temperatura, sino que también a los patrones estacionales de producción primaria y secundaria. Los resultados coincidirían con esta relación (productividad-riqueza), ya que, tanto para la riqueza observada, predicha, así como también en los modelos por especie (Tabla 2, y 3), existe una alta asociación con la distancia a la costa. Por lo tanto, la distancia de la costa se puede considerar como una aproximación de la producción primaria al estar significativamente correlacionada con esta (Figura 3). Los resultados obtenidos son coincidentes a los obtenidos en el estudio de Rivera *et al.* (2023), donde se señala que la distribución de *C. chilensis* estaría explicada por un reducido número de variables oceanográficas, vinculadas principalmente a la productividad (clorofila-a).

Por otro lado, se ha descrito que el oxígeno es una variable determinante de la diversidad, composición y comportamiento de los copépodos y del zooplancton en general (Hidalgo & Escribano, 2007; Hidalgo *et al.*, 2010; Ruz-Moreno *et al.*, 2018). Las zonas de surgencia costera por sus características, al formar las zonas de mínima de oxígeno (ZMO) actuarían como barrera restringiendo el hábitat de diversos organismos zooplancton (Ruz-Moreno *et al.*, 2023). Esta barrera generaría un mecanismo de agregación aumentando la diversidad de

copépodos en la zona fótica (Escribano *et al.*, 2009; Hidalgo *et al.*, 2010). Estas condiciones bajas en oxígeno podrían determinar la diversidad en diversas zonas debido a que pueden existir especies adaptadas a estas condiciones de baja concentración de oxígeno y otras especies con baja tolerancia a la hipoxia que podrían sufrir estrés fisiológico y mortalidad (Ruz-Moreno *et al.*, 2023).

Los resultados de los modelos señalaron en general que las variables oceanográficas seleccionadas (Tabla 4, 5, y 6) presentaron una leve variación cualitativa en las pendientes, mostrando valores significativos ($p < 0.05$) en función de la riqueza (observada/predicha), por lo cual, la riqueza de especies podría estar determinada por el conjunto de variables y no necesariamente por un único predictor oceanográfico.

5.2) Sesgos de información y comparación de métodos para estimar la diversidad de copépodos (SSDM/SESAM)

Una de las principales limitaciones en el estudio de la biodiversidad es la falta de información de ocurrencias para algunos taxa (Isaac & Pocock, 2015; Troudet *et al.*, 2017), así como el sesgo geográfico y temporal de la información. En este estudio, estas limitantes se presentaron como 1) falta de información taxonómica donde existió un bajo número de ocurrencias a nivel de especie a lo largo del área de estudio, 2) sesgos de muestreos, presentando un alto número de registros para algunas regiones (e.g. Antofagasta, Concepción) y zonas subrepresentadas en otras regiones entre los 28° y 35°S.

A nivel global existe una deficiencia de información taxonómica y biogeográfica en diversos grupos a nivel de phylum y especialmente a nivel de especie en el ambiente marino (Miloslavich *et al.*, 2011). Se ha observado una tendencia en el estudio de diversos grupos en particular, como por ejemplo aves y mamíferos, dando como resultado un sesgo taxonómico (Troudet *et al.*, 2017). Esto puede ser una limitante, ya que se ha observado que la distribución de diversidad en diferentes latitudes puede estar causada por la falta de información (Chaudhary *et al.*, 2017; Menegotto & Rangel, 2018). A modo de ejemplo, esta

investigación se inició con 4599 ocurrencias obtenidas de OBIS, sin embargo, algunas especies no se incorporaron en los modelos debido a que no cumplieron con el mínimo de registros para poder ser modelados, como por ejemplo *Dendropsyllus magellanicus*, *Pseudoamallothrix profunda*, *Ditrichocorycaeus amazonicus*, *Acartia (Acartia) danae*, entre otras. En total 102 especies de copépodos no fueron consideradas para los estudios de riqueza. Por consiguiente, la riqueza predicha en algunas zonas podría estar subestimada por las limitaciones intrínsecas de las bases de datos.

Respecto a la distribución espacial de copépodos los resultados de los modelos predictivos tanto por especie (Maxent y ESM) como de la riqueza predicha señalarían una alta presencia de especies asociada al sur del país, principalmente desde Puerto Montt (~ 41.5°S) hacia el sur (~ 55° S). Esto puede estar asociado a que dichas especies compartían similares requerimientos de hábitat. No obstante, el sobre muestreo en el sur del país se podría ver reflejado en las predicciones de riqueza mostrando una mayor riqueza asociado principalmente en el Seno de Reloncaví.

Esta mayor diversidad predicha se ve claramente representada en el mapa generado por el método SSDM (Figura 8a), donde este método presenta un abrupto quiebre de diversidad desde (~ 41.5°S) hacia el sur del país, dando por resultado que la diversidad de especies predicha podría reflejar el esfuerzo de muestreo, evidenciando una sobreestimación de la diversidad (Chaudhary *et al.*, 2017; Saeedi *et al.*, 2019; 2022).

Los métodos de apilamiento (SSDM) no consideran factores biológicos (e.g. depredación, competencia, mortalidad, etc.), basándose únicamente en que las variables ambientales son las que delimitan el rango de distribución de una especie (Zimmermann *et al.*, 2010; Guisan & Rahbek, 2011). Además, los SSDM al utilizar el apilamiento de modelos individuales binarios (Figura 4) solo se considera la presencia y la ausencia pudiendo generar una sobreestimación de la riqueza de especies (D'amen *et al.*, 2015b). En cambio, el método SESAM

como es señalado por Guisan & Rahbek (2011) toma en cuenta que no todas las especies en donde se predice un ambiente idóneo pueden coexistir. Esto puede ser a causa de una capacidad de carga ambiental limitada y la exclusión de algunas especies por interacciones bióticas. Esta regla de co-ocurrencia se considera a través de un ranking de probabilidades (e.g. de más a menos probable) (D'amen *et al.*, 2015a). El método SESAM (Figura 8b) mostró un mejor rendimiento al realizar las predicciones de diversidad en comparación al método SSDM, ya que el método SESAM no solo considera los predictores abióticos, sino que incorpora además un ensamble de la co-ocurrencia, generando así una predicción final. Este método al considerar este factor ecológico mostró una mayor predicción oceánica, presentando una disminución gradual de la diversidad al alejarse de la costa y a su vez un mejor rendimiento del modelo ($R^2 = 0.82$), en comparación a la realizada por el método de apilamiento o SSDM ($R^2 = 0.73$).

El uso de los modelos permitiría observar tendencias a una mayor escala espacial, y a su vez ser una herramienta útil frente a la falta de información generada por diversos sesgos (Lawler *et al.*, 2011). En efecto, el uso de modelos de distribución de especies para estimar riqueza ha sido utilizado a nivel global (D'amen *et al.*, 2015b; Chaudhary *et al.*, 2017; 2021). En el Pacífico sur oriental se han realizado estudios a nivel de especie que determinan la distribución (Rivera *et al.*, 2023), sin embargo no se han realizado estudios que modelen múltiples especies de copépodos para estimar riqueza a partir de modelos de distribución de especies a una amplia escala espacial.

Este es uno de los primeros trabajos de modelamiento de múltiples especies de copépodos en el Pacífico sur oriental por lo que para estudios futuros es necesario aumentar el número de ocurrencias y considerar la componente temporal para visualizar patrones de diversidad estacionales, obteniendo predicciones que permitan entender la dinámica de la diversidad de copépodos y generar predicciones en escenarios de cambio climático.

6) CONCLUSIONES

A partir de los análisis y discusión expuesta en este trabajo, el estudio concluye lo siguiente:

- 1) La temperatura presenta una relación positiva con la riqueza de especies por lo que se encuentra sustento empírico a la hipótesis planteada. Sin embargo, la diversidad de copépodos es modulada por un conjunto de variables que actúan a meso escala y escala regional, relacionadas principalmente con la disponibilidad de energía y productividad.
- 2) Los modelos de distribución de especie son una herramienta útil para llenar vacíos de información causada por sesgos de muestreo y además permiten visualizar tendencias geográficas de la diversidad de manera explícita.
- 3) El método de predicción de riqueza SESAM es una opción viable para realizar estimaciones de riqueza cuando se presenta una sobreestimación en las predicciones causada por la disponibilidad de datos y algoritmo utilizado.

8) REFERENCIAS

- Ahyong S., Boyko C.B., Bailly N., Bernot J., Bieler R., Brandão S.N., . . . Zullini A. (2023). World Register of Marine Species (WoRMS). Retrieved from <https://www.marinespecies.org>. Retrieved 2023-04-24, from WoRMS Editorial Board <https://www.marinespecies.org>
- Aronés K., Ayón P., Hirche H.-J., & Schwamborn R. (2009). Hydrographic structure and zooplankton abundance and diversity off Paita, northern Peru (1994 to 2004) — ENSO effects, trends and changes. *Journal of Marine Systems*, 78(4), 582-598. doi:10.1016/j.jmarsys.2009.01.002
- Bello M., Barbieri M., Salinas S., & Soto L. (1997). Surgencia costera en la zona central de Chile, durante el ciclo El Niño-La Niña 1997–1999. *El Niño-La Niña, 2000*, 77-94.
- Breiner F.T., Nobis M.P., Bergamini A., Guisan A., & Isaac N. (2018). Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 802-808. doi:10.1111/2041-210x.12957
- Camus P.A., & Andrade Y.N. (1999). Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile y el efecto potencial de la surgencia costera. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72(3), 389-410.
- Castro L.R., Troncoso V.A., & Figueroa D.R. (2007). Fine-scale vertical distribution of coastal and offshore copepods in the Golfo de Arauco, central Chile, during the upwelling season. *Progress in Oceanography*, 75(3), 486-500. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.012
- Chaudhary C., Richardson A.J., Schoeman D.S., & Costello M.J. (2021). Global warming is causing a more pronounced dip in marine species richness around the equator. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 118(15). doi:10.1073/pnas.2015094118
- Chaudhary C., Saeedi H., & Costello M.J. (2017). Marine Species Richness Is Bimodal with Latitude: A Reply to Fernandez and Marques. *Trends Ecol Evol*, 32(4), 234-237. doi:10.1016/j.tree.2017.02.007

- Chavez F.P., Ryan J., Lluch-Cota S.E., & Niquen C.M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299(5604), 217-221. doi:10.1126/science.1075880
- Costello M.J., Coll M., Danovaro R., Halpin P., Ojaveer H., & Miloslavich P. (2010). A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PLoS One*, 5(8), e12110. doi:10.1371/journal.pone.0012110
- D'Amen M., Dubuis A., Fernandes R.F., Pottier J., Pellissier L., & Guisan A. (2015a). Using species richness and functional traits predictions to constrain assemblage predictions from stacked species distribution models. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1255-1266. doi:10.1111/jbi.12485
- D'Amen M., Pradervand J.-N., & Guisan A. (2015b). Predicting richness and composition in mountain insect communities at high resolution: a new test of the SESAM framework. *Global ecology and biogeography*, 24(12), 1443-1453. doi:10.1111/geb.12357
- Daneri G., Dellarossa V., Quiñones R., Jacob B., Montero P., & Ulloa O. (2000). Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 41-49.
- De Marco P.J., & Nobrega C.C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *PLoS One*, 13(9), e0202403. doi:10.1371/journal.pone.0202403
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F.T., D'Amen M., Randin C., . . . Guisan A. (2017). ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40(6), 774-787. doi:<https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Ducklow H.W., Steinberg D.K., & Buesseler K.O. (2001). Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, 14(4), 50-58.
- Escribano R., Daneri G., Farías L., Gallardo V.A., González H.E., Gutiérrez D., . . . Braun M. (2004). Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep*

- Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(20-21), 2389-2411. doi:10.1016/j.dsr2.2004.08.011
- Escribano R., & Hidalgo P. (2000). Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(2), 283-290.
- Escribano R., Hidalgo P., Fuentes M., & Donoso K. (2012). Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Progress in Oceanography*, 97-100, 174-186. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.006
- Escribano R., Hidalgo P., & Krautz C. (2009). Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 1083-1094. doi:10.1016/j.dsr2.2008.09.009
- Escribano R., & McLaren I. (1999). Production of *Calanus chilensis* in the upwelling area of Antofagasta, northern Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 147-156.
- Escribano R., Rodriguez L., & Iribarren C. (1998). Temperature-dependent development and growth of *Calanus chilensis* Brodsky from Northern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 229(1), 19-34. doi:[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00038-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00038-0)
- ESRI R. (2016). ArcGIS desktop: release 10. *Environmental Systems Research Institute, CA*.
- Ferrier S., & Guisan A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 393-404. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x
- Fierro P.A. (2019). *Estructura comunitaria de copépodos pelágicos asociados a montes submarinos de la Dorsal Juan Fernández (32-34° S) en el Pacífico Sur Oriental*. (Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía). Universidad de Concepción, Concepción.
- Giraldo A., Escribano R., & Marín V. (2006). A field test of temperature effects on ecophysiological responses of copepodid *Calanus chilensis* during coastal

- upwelling in northern Chile. *Continental Shelf Research*, 26(11), 1307-1315.
- González C.E., Goetze E., Escribano R., Ulloa O., & Victoriano P. (2020). Genetic diversity and novel lineages in the cosmopolitan copepod *Pleuromamma abdominalis* in the Southeast Pacific. *Sci Rep*, 10(1), 1115. doi:10.1038/s41598-019-56935-5
- Graham C.H., Elith J., Hijmans R.J., Guisan A., Townsend Peterson A., Loiselle B.A., & Group N.P.S.D.W. (2008). The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 239-247.
- Guisan A., & Rahbek C. (2011). SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1433-1444. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02550.x
- Hays G.C., Richardson A.J., & Robinson C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends Ecol Evol*, 20(6), 337-344. doi:10.1016/j.tree.2005.03.004
- Hidalgo P., & Escribano R. (2007). Coupling of life cycles of the copepods *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus* to upwelling induced variability in the central-southern region of Chile. *Progress in Oceanography*, 75(3), 501-517. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.028
- Hidalgo P., & Escribano R. (2008). The life cycles of two coexisting copepods, *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus*, in the upwelling zone off northern Chile (23°S). *Marine biology*, 155, 429-442.
- Hidalgo P., Escribano R., Fuentes M., Jorquera E., & Vergara O. (2012). How coastal upwelling influences spatial patterns of size-structured diversity of copepods off central-southern Chile (summer 2009). *Progress in Oceanography*, 92-95, 134-145. doi:10.1016/j.pocean.2011.07.012
- Hidalgo P., Escribano R., Vergara O., Jorquera E., Donoso K., & Mendoza P. (2010). Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling

- system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(24-26), 2089-2097. doi:10.1016/j.dsr2.2010.09.012
- Holladay C.G., & O'Brien J.J. (1975). Mesoscale variability of sea surface temperatures. *Journal of physical oceanography*, 5(4), 761-772.
- Holt R.D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19659-19665. doi:doi:10.1073/pnas.0905137106
- Hooff R.C., & Peterson W.T. (2006). Copepod biodiversity as an indicator of changes in ocean and climate conditions of the northern California current ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 51(6), 2607-2620.
- Humes A.G. (1994). *How many copepods?* Paper presented at the Ecology and Morphology of Copepods: Proceedings of the 5th International Conference on Copepoda, Baltimore, USA, June 6–13, 1993.
- Hutchinson G.E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415-427. doi:10.1101/sqb.1957.022.01.039
- Huys R., Suárez-Morales E., Serrano-Sánchez M.d.L., Centeno-García E., & Vega F.J. (2016). Early Miocene amber inclusions from Mexico reveal antiquity of mangrove-associated copepods. *Scientific Reports*, 6(1), 1-12.
- Isaac N.J., & Pocock M.J. (2015). Bias and information in biological records. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(3), 522-531.
- Laffan S.W., Lubarsky E., & Rosauer D.F. (2010). Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33(4), 643-647. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/40925356>
- Lawler J.J., Wiersma Y.F., & Huettmann F. (2011). Using Species Distribution Models for Conservation Planning and Ecological Forecasting. In Drew C. A., Wiersma Y. F., & Huettmann F. (Eds.), *Predictive Species and Habitat Modeling in Landscape Ecology: Concepts and Applications* (pp. 271-290). New York, NY: Springer New York.
- Lomba A., Pellissier L., Randin C., Vicente J., Moreira F., Honrado J., & Guisan A. (2010). Overcoming the rare species modelling paradox: A novel

- hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation*, 143(11), 2647-2657. doi:10.1016/j.biocon.2010.07.007
- Lonsdale D.J., & Levinton J.S. (1985). Latitudinal differentiation in copepod growth: an adaptation to temperature. *Ecology*, 66(5), 1397-1407.
- Manel S., Williams H.C., & Ormerod S.J. (2001). Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38(5), 921-931. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x>
- Mateo R.G., Felicísimo A.M., Pottier J., Guisan A., & Muñoz J. (2012). Do stacked species distribution models reflect altitudinal diversity patterns? *PLoS One*, 7(3), e32586. doi:10.1371/journal.pone.0032586
- McGinty N., Barton A.D., Finkel Z.V., Johns D.G., & Irwin A.J. (2021). Niche conservation in copepods between ocean basins. *Ecography*, 44(11), 1653-1664.
- Medellín-Mora J., Atkinson A., Escribano R., & Ji R. (2019). Community structured production of zooplankton in the eastern boundary upwelling system off central/southern Chile (2003–2012). *ICES Journal of Marine Science*. doi:10.1093/icesjms/fsz193
- Melo-Merino S.M., Reyes-Bonilla H., & Lira-Noriega A. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415. doi:10.1016/j.ecolmodel.2019.108837
- Menegotto A., & Rangel T.F. (2018). Mapping knowledge gaps in marine diversity reveals a latitudinal gradient of missing species richness. *Nat Commun*, 9(1), 4713. doi:10.1038/s41467-018-07217-7
- Miloslavich P., Klein E., Diaz J.M., Hernandez C.E., Bigatti G., Campos L., . . . Martin A. (2011). Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS One*, 6(1), e14631. doi:10.1371/journal.pone.0014631
- Morales C.E., Loreto Torreblanca M., Hormazabal S., Correa-Ramírez M., Nuñez S., & Hidalgo P. (2010). Mesoscale structure of copepod assemblages in

- the coastal transition zone and oceanic waters off central-southern Chile. *Progress in Oceanography*, 84(3-4), 158-173. doi:10.1016/j.pocean.2009.12.001
- Naimi B., Hamm N.A.S., Groen T.A., Skidmore A.K., & Toxopeus A.G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37(2), 191-203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x
- Palma S. (2008). 7.1 Zooplankton distribution and abundance in the austral Chilean channels and fjords.
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O., & Randin C.F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol Evol*, 23(3), 149-158. doi:10.1016/j.tree.2007.11.005
- Pennino M.G., Coll M., Albo-Puigserver M., Fernández-Corredor E., Steenbeek J., Giráldez A., . . . Bellido J.M. (2020). Current and Future Influence of Environmental Factors on Small Pelagic Fish Distributions in the Northwestern Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 7. doi:10.3389/fmars.2020.00622
- Phillips S.J., Anderson R.P., & Schapire R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips S.J., Dudík M., & Schapire R.E. (2004). *A maximum entropy approach to species distribution modeling*. Paper presented at the Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning.
- R-Core-Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rivera R., Escribano R., Gonzalez C.E., & Perez-Aragon M. (2023). Modeling present and future distribution of plankton populations in a coastal upwelling zone: the copepod *Calanus chilensis* as a study case. *Sci Rep*, 13(1), 3158. doi:10.1038/s41598-023-29541-9

- Rombouts I., Beaugrand G., Ibanez F., Chiba S., & Legendre L. (2011). Marine copepod diversity patterns and the metabolic theory of ecology. *Oecologia*, 166(2), 349-355. doi:10.1007/s00442-010-1866-z
- Rombouts I., Beaugrand G., Ibanez F., Gasparini S., Chiba S., & Legendre L. (2009). Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proc Biol Sci*, 276(1670), 3053-3062. doi:10.1098/rspb.2009.0742
- Roy K., Jablonski D., Valentine J.W., & Rosenberg G. (1998). Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 95(7), 3699-3702.
- Rutherford S., D'Hondt S., & Prell W. (1999). Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature*, 400(6746), 749-753.
- Ruz-Moreno P.M., Hidalgo P., Cornejo-D'Ottone M., Fierro-González P., Babbonney J., & Tang K.W. (2023). Potential effects of shoaling of oxygen minimum zone on the population of *Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa* in the Humboldt Current Upwelling System (23°S). *Journal of Sea Research*, 193. doi:10.1016/j.seares.2023.102372
- Ruz-Moreno P.M., Hidalgo P., Escribano R., Keister J.E., Yebra L., & Franco-Cisterna B. (2018). Hypoxia effects on females and early stages of *Calanus chilensis* in the Humboldt Current ecosystem (23°S). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 498, 61-71. doi:10.1016/j.jembe.2017.09.018
- Ryther J.H. (1969). Photosynthesis and Fish Production in the Sea: The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *Science*, 166(3901), 72-76.
- Sabatini M., Escribano R., & Hidalgo P. (2009). Mesozooplankton. In Alder V. A. & Morales C. E. (Eds.), *Manual de métodos para el estudio de sistemas planctónicos marinos* (pp. 139 - 160): Eudeba.

- Saeedi H., Brandt A., & Jacobsen N.L. (2022). Biodiversity and distribution of Isopoda and Polychaeta along the Northwestern Pacific and the Arctic Ocean. *Biodiversity Informatics*, 17, 10-26.
- Saeedi H., Costello M.J., Warren D., & Brandt A. (2019). Latitudinal and bathymetrical species richness patterns in the NW Pacific and adjacent Arctic Ocean. *Sci Rep*, 9(1), 9303. doi:10.1038/s41598-019-45813-9
- Sbrocco E.J., & Barber P.H. (2013). MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology: Ecological Archives E094-086. *Ecology*, 94(4), 979-979.
- Steinberg D.K., & Landry M.R. (2017). Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Ann Rev Mar Sci*, 9, 413-444. doi:10.1146/annurev-marine-010814-015924
- Swets J.A. (1988). Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. *Science*, 240(4857), 1285-1293. doi:doi:10.1126/science.3287615
- Takahashi T., & Ohno A. (1996). The temperature effect on the development of Calanoid copepod, *Acartia tsuensis*, with some comments to morphogenesis. *Journal of Oceanography*, 52(1), 125-137. doi:10.1007/BF02236536
- Tang K.W., & Elliott D.T. (2014). Copepod carcasses: occurrence, fate and ecological importance. *Copepods: diversity, habitat and behavior*, 255-278.
- Thiel M., Castilla J.C., Fernández Bergia M.E., & Navarrete S. (2007). The Humboldt current system of northern and central Chile.
- Tittensor D.P., Mora C., Jetz W., Lotze H.K., Ricard D., Berghe E.V., & Worm B. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466(7310), 1098-1101. doi:10.1038/nature09329
- Troudet J., Grandcolas P., Blin A., Vignes-Lebbe R., & Legendre F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Sci Rep*, 7(1), 9132. doi:10.1038/s41598-017-09084-6
- Turner J.T. (2004). The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zool. Stud*, 43(2), 255-266.

- Tyberghein L., Verbruggen H., Pauly K., Troupin C., Mineur F., & De Clerck O. (2012). Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global ecology and biogeography*, 21(2), 272-281.
- Warren D.L., Glor R.E., & Turelli M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Woodd-Walker R.S., Ward P., & Clarke A. (2002). Large-scale patterns in diversity and community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 236, 189-203.
- Yáñez S., Hidalgo P., & Escribano R. (2012). Mortalidad natural de *Paracalanus indicus* (Copepoda: Calanoida) en áreas de surgencia asociada a la zona de mínimo de oxígeno en el Sistema de Corrientes Humboldt: implicancias en el transporte pasivo del flujo de carbono. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47.
- Yáñez S., Hidalgo P., & Tang K.W. (2019). Relative importance of predatory versus non-predatory mortality for dominant copepod species in the northern Chilean (23°S) Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*, 630, 13-23. Retrieved from <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v630/p13-23/>
- Yasuhara M., Hunt G., Dowsett H.J., Robinson M.M., & Stoll D.K. (2012). Latitudinal species diversity gradient of marine zooplankton for the last three million years. *Ecol Lett*, 15(10), 1174-1179. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01828.x
- Zimmermann N.E., Edwards T.C., Graham C.H., Pearman P.B., & Svenning J.-C. (2010). New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33(6), 985-989. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06953.x
- Zuur A.F., Ieno E.N., & Elphick C.S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3-14. doi:<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

7) ANEXOS

Anexo 1: Lista taxonómica de especies de copépodos

Phylum: Arthropoda

Subphylum: Crustacea

Clase: Copepoda

Orden: Calanoida

Familia: Acartiidae

Acartia (Acanthacartia) tonsa Dana, 1849

Acartia (Acartiura) omorii Bradford, 1976

Familia: Aetideidae

Aetideus arcuatus (Vervoort, 1949)

Aetideus armatus (Boeck, 1872)

Aetideus australis (Vervoort, 1957)

Chiridius gracilis Farran, 1908

Chiridius molestus Tanaka, 1957

Euchirella rostrata (Claus, 1866)

Gaetanus kruppilii Giesbrecht, 1903

Familia: Augaptilidae

Augaptilus glacialis Sars G.O., 1900

Familia: Calanidae

Calanoides patagoniensis Brady, 1883

Calanus australis australis Brodsky, 1959

Calanus chilensis Brodsky, 1959

Calanus simillimus Giesbrecht, 1902

Nannocalanus minor (Claus, 1863)

Neocalanus tonsus (Brady, 1883)

Familia: Candaciidae

Candacia bipinnata (Giesbrecht, 1889)

Candacia norvegica norvegica (Boeck, 1865)

Familia: Centropagidae

Centropages abdominalis Sato, 1913

Centropages brachiatus (Dana, 1849)

Centropages bradyi Wheeler, 1900

Familia: Clausocalanidae

Clausocalanus arcuicornis arcuicornis (Dana, 1849)

Clausocalanus ingens Frost & Fleminger, 1968

Clausocalanus laticeps Farran, 1929

Ctenocalanus citer Heron & Bowman, 1971

Ctenocalanus vanus Giesbrecht, 1888

Drepanopus forcipatus Giesbrecht, 1888

Microcalanus pygmaeus (Sars G.O., 1900)

Familia: Eucalanidae

Eucalanus elongatus elongatus (Dana, 1848)

Eucalanus inermis Giesbrecht, 1893

Subeucalanus longiceps (Matthews, 1925)

Pareucalanus attenuates (Dana, 1849)

Familia: Euchaetidae

Euchaeta marina (Prestandrea, 1833)

Familia: Heterorhabdidae

Heterorhabdus spinifrons (Claus, 1863)

Familia: Lucicutiidae

Lucicutia clausi (Giesbrecht, 1889)

Familia: Metridinidae

Metridia brevicauda Giesbrecht, 1889

Metridia lucens lucens Boeck, 1865

Pleuromamma abdominalis abdominalis (Lubbock, 1856)

Pleuromamma gracilis gracilis Claus, 1863

Familia: Paracalanidae

Paracalanus indicus Wolfenden, 1905

Paracalanus parvus parvus (Claus, 1863)

Familia: Phaennidae

Brachycalanus atlanticus (Wolfenden, 1904)

Familia: Rhincalanidae

Rhincalanus nasutus Giesbrecht, 1888

Familia: Scolecitrichidae

Scolecithrix bradyi Giesbrecht, 1888

Familia: Temoridae

Temora discaudata Giesbrecht, 1889

Orden Cyclopoida

Familia: Corycaeidae

Agetus typicus Krøyer, 1849

Familia: Lubbockiidae

Lubbockia aculeata Giesbrecht, 1891

Atrophia minuta (Wolfenden, 1905)

Familia: Oithonidae

Oithona atlantica Farran, 1908

Oithona davisae Ferrari F.D. & Orsi, 1984

Oithona plumifera Baird, 1843

Oithona setigera setigera (Dana, 1849)

Oithona similis Claus, 1866

Familia: Oncaeidae

Oncaea media Giesbrecht, 1891

Oncaea mediterranea mediterranea Claus, 1863

Oncaea venusta Philippi, 1843

Triconia conifera (Giesbrecht, 1891)

Orden: Harpacticoida

Familia: Ectinosomatidae

Microsetella rosea (Dana, 1847)

Orden: Monstrilloida

Familia: Monstrillidae

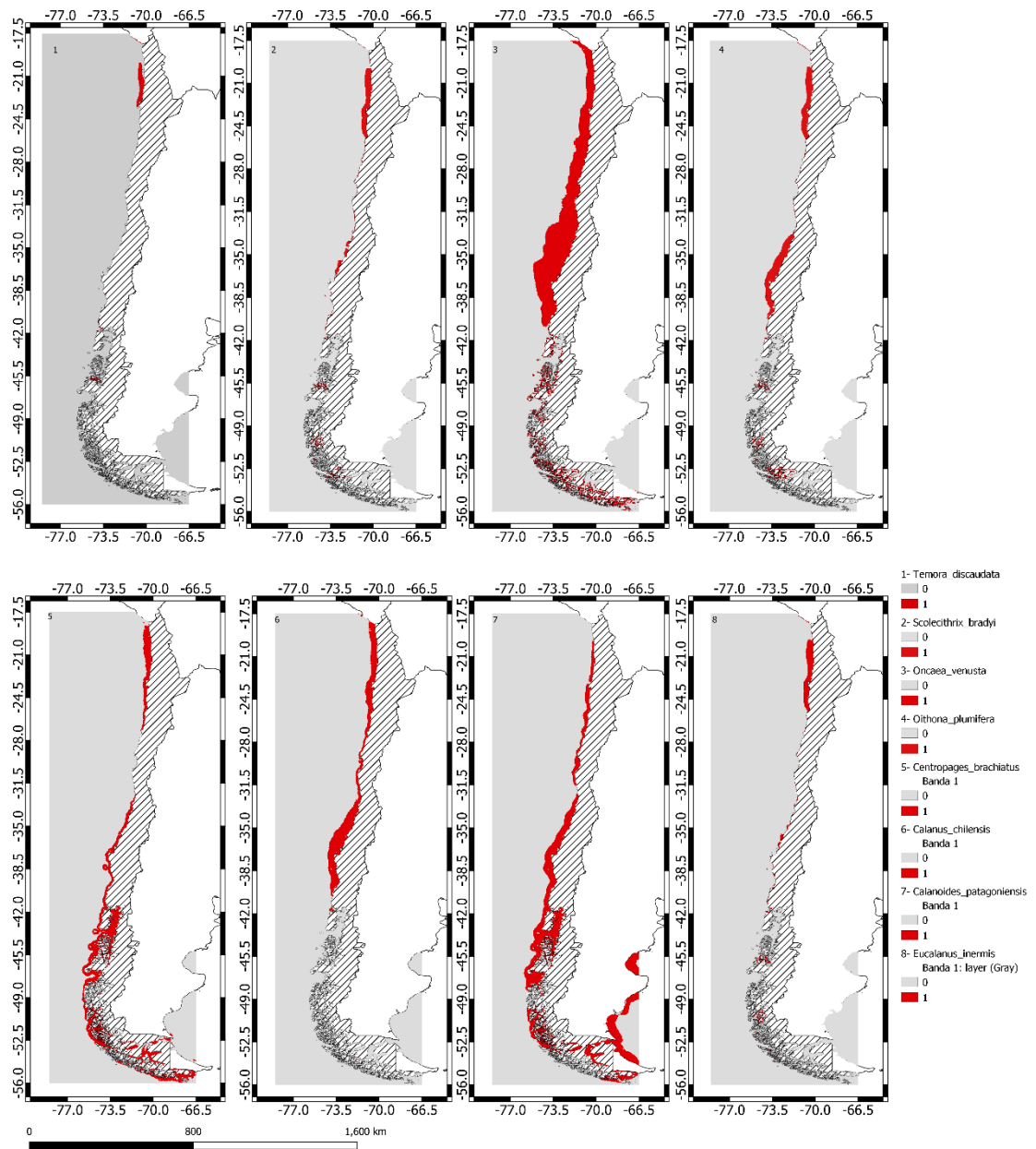
Monstrilla grandis Giesbrecht, 1891

Orden: Mormonilloida

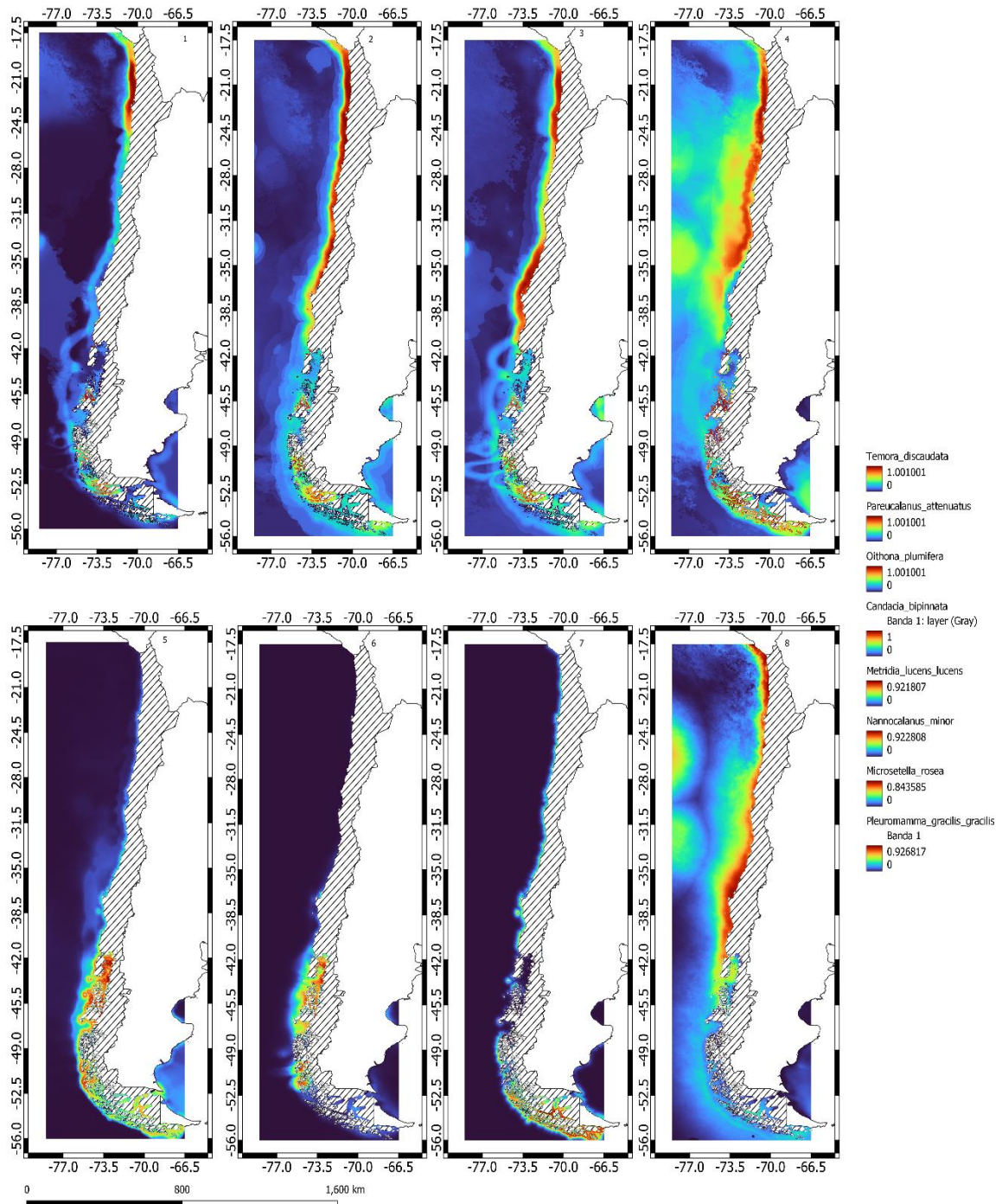
Familia: Mormonillidae

Mormonilla phasma Giesbrecht, 1891

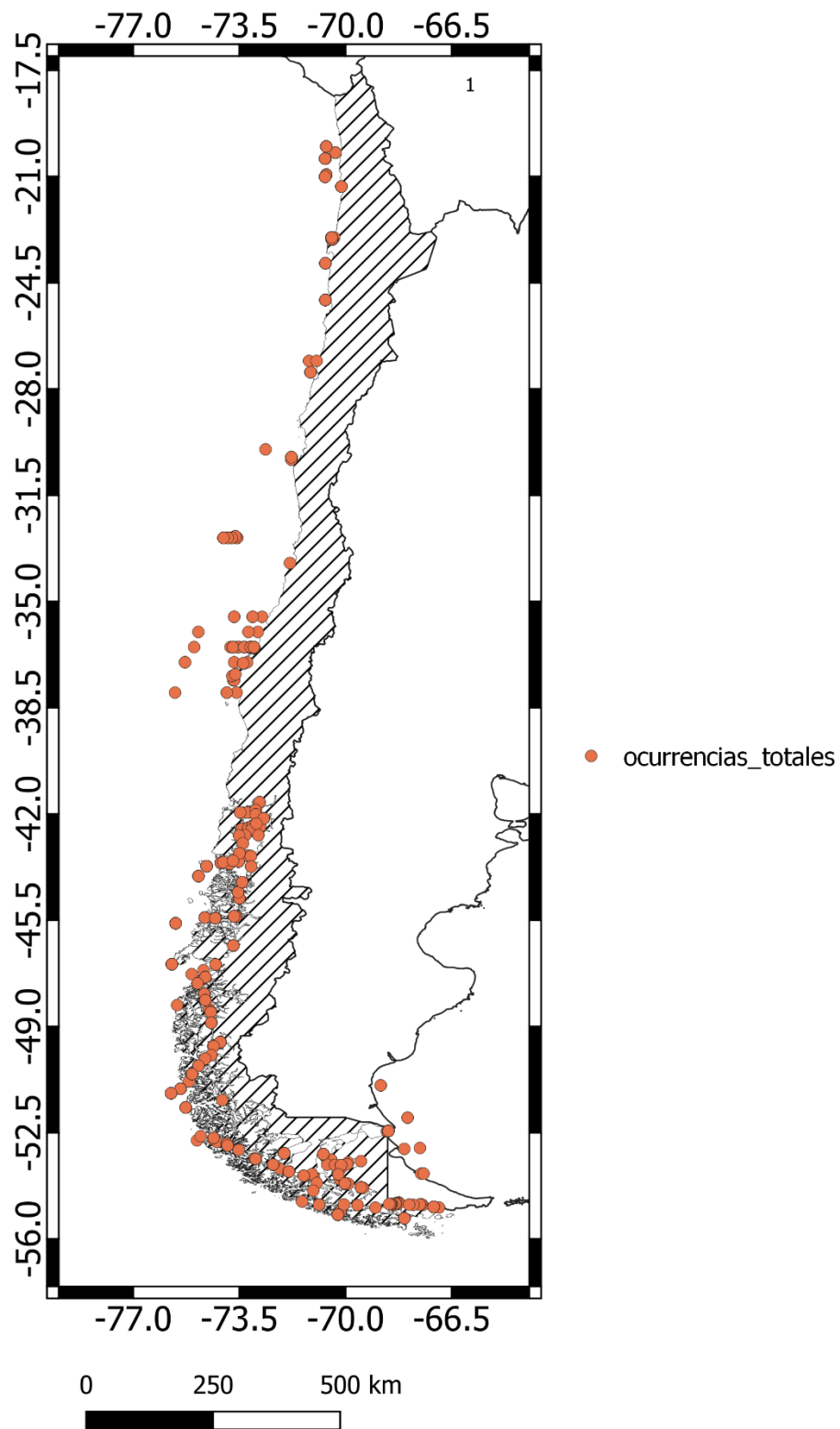
Anexo 2: Mapas de distribución binaria



Anexo 3: Mapas de distribución continua



Anexo 4: Mapa de distribución de ocurrencias



Anexo 5: Variables ambientales de Bio-Oracle y MARSPEC

